

Wachstumsuntersuchungen am Radieschen (*Raphanus sativus* var. *sativus*)
und an der Buschbohne (*Phaseolus vulgaris* var. *nanus*)
unter besonderer Berücksichtigung
der Nettoassimilationsrate und des Assimilattransports

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

der

UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

Remy Zimmermann
aus Weggis LU

1971

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. H. Wanner

Zürich 1970

Wachstumsuntersuchungen am Radieschen (*Raphanus sativus* var. *sativus*)
und an der Buschbohne (*Phaseolus vulgaris* var. *nanus*)
unter besonderer Berücksichtigung
der Nettoassimilationsrate und des Assimilattransports

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

der

UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

Remy Zimmermann

aus Weggis LU

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. H. Wanner

Zürich 1970

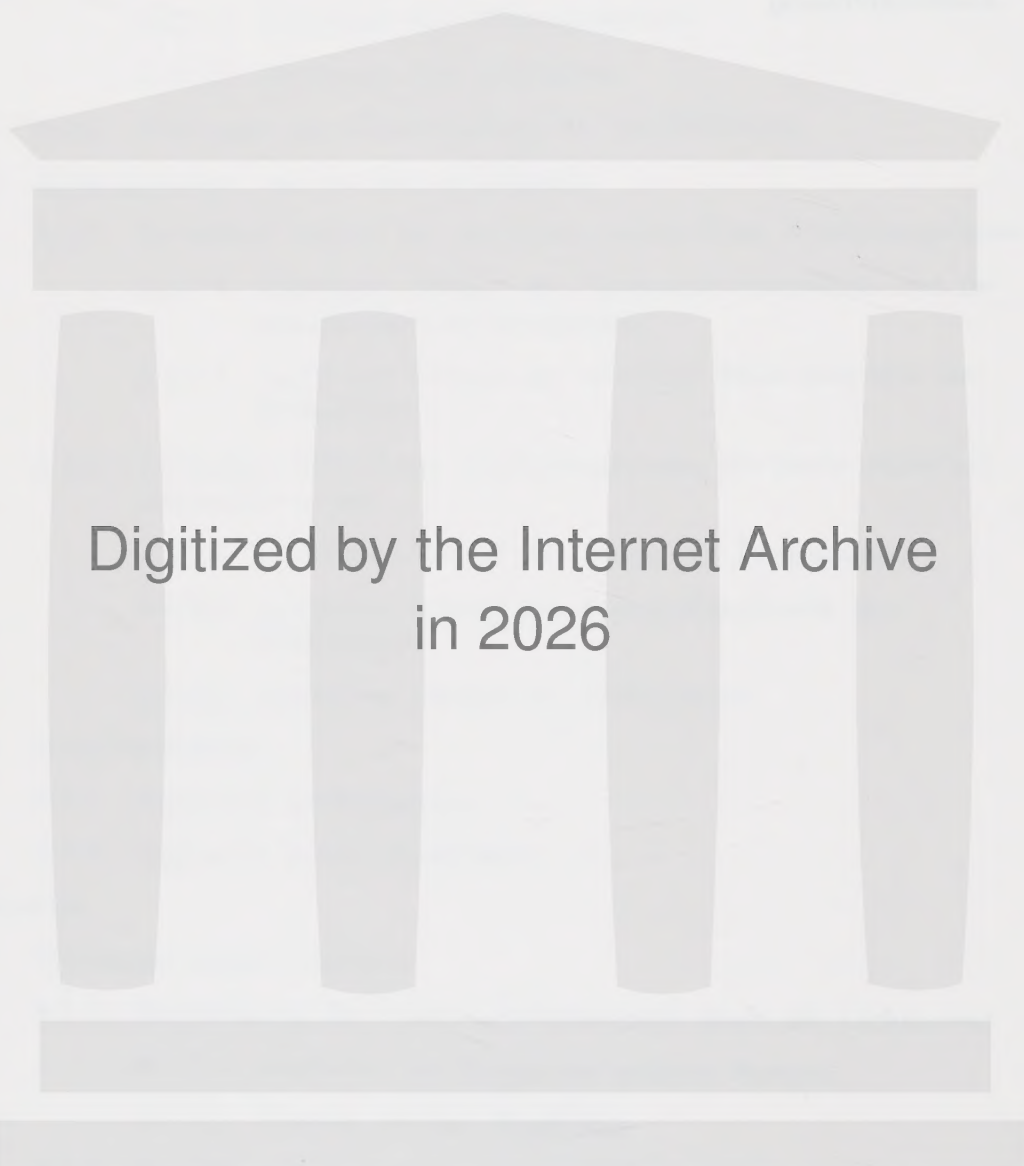


INHALTSVERZEICHNIS

1.	Einleitung und Problemstellung	1
2.	Material und Methode	4
2.1	Pflanzenmaterial und Anbaumethode	4
2.1.1	Einleitung	4
2.1.2	Pflanzenmaterial	4
2.1.3	Anbau und Pflege	6
2.1.3.1	Versuche im Gewächshaus	6
2.1.3.2	Versuche im Freiland	7
2.1.4	Versuchsanlagen	8
2.2	Datenerarbeitung	11
2.2.1	Bestimmung der Trockenmasse und halben grünen Oberfläche lebender Pflanzenteile	11
2.2.2	Bestimmung der Trockenmasse abgestorbener Teile	11
2.2.3	Bestimmung des Verhältnisses der Lichtsummen bei Schattierung	12
2.3	Auswertung	14
2.3.1	Transportbestimmung	14
2.3.1.1	Ermittlung des Stoffaustausches aus Massenbestimmungen	14
2.3.1.2	Bestimmung der Assimilatverteilung in der Pflanze aus der Veränderung der Trockenmasse einzelner Teile	16
2.3.1.3	Abschätzung der Atmungsverluste	19
2.3.1.4	Beschreibung des Assimilattransports	22
2.3.1.5	Zusammenfassung	28
2.3.2	Berechnungen	29
2.3.2.1	Mathematische Beschreibung der Wachstumskurven	29
2.3.2.1.1	Die Häufigkeitsverteilung der Trockenmasse ganzer Pflanzen	29
2.3.2.1.2	Bestimmung der Wachstumskurven durch Regression	30
2.3.2.1.3	Bestimmung der Wachstumskurven durch Interpolation	31
2.3.2.2	Ausgleichungen	42
2.3.2.3	Zusammenfassung	43

3.	Ergebnisse	44
3.1	Einleitung	44
3.2	Wirkungen der künstlich variierten Faktoren auf die Nettoassimilationsrate und spezifischen Assimilatströme	48
3.2.1	Wirkungen der Faktoren, die nicht mit einem Eingriff an der Pflanze verbunden sind	48
3.2.1.1	Wirkungen der Nährstoffgaben	48
3.2.1.2	Wirkungen des Pflanzenabstands	48
3.2.1.3	Wirkungen der Lichtsumme	51
3.2.2	Wirkungen der Unterdrückung der Fruchtbildung	52
3.3	Abhängigkeiten von der Entwicklungszeit	53
3.3.1	Zeitlicher Verlauf der statistisch untersuchten Wachstumsgrößen	53
3.3.1.1	Zeitlicher Verlauf der Nettoassimilationsrate und der spezifischen Assimilatströme	53
3.3.1.2	Zeitlicher Verlauf der relativen Assimilatströme des Radieschens	55
3.3.2	Zeitlicher Verlauf von Wachstumsgrößen, die nicht statistisch untersucht wurden	55
3.3.2.1	Zeitlicher Verlauf des Ertrags an Trockenmasse	55
3.3.2.2	Zeitlicher Verlauf der Assimilationsfläche pro Bodenfläche	57
3.3.2.3	Zeitlicher Verlauf der Produktivität	58
3.4	Zusammenfassung	59
3.4.1	Ergebnisse am Radieschen	59
3.4.2	Ergebnisse an der Buschbohne	61
4.	Diskussion	101
4.1	Wirkungen äusserer Faktoren	101
4.1.1	Beeinflussung der Nettoassimilationsrate durch die Lichtsumme	101
4.1.1.1	Methoden und Ergebnisse anderer Autoren	101
4.1.1.2	Deutung unserer Ergebnisse	103
4.1.2	Beeinflussung der Nettoassimilationsrate durch den Pflanzenabstand	106
4.2	Zusammenhang zwischen der Nettoassimilationsrate und dem Assimilattransport	109
4.2.1	Verteilung der Assimilate im Laufe der Entwicklung	109
4.2.2	Beeinflussung der Nettoassimilationsrate über den Assimilattransport	110

4.2.2.1	Beeinflussung der Nettoassimilationsrate des Radieschens	110
4.2.2.2	Beeinflussung der Nettoassimilationsrate der Buschbohne	112
4.2.2.3	Modell unter Berücksichtigung der Ergebnisse anderer Autoren	112
4.2.3	Möglichkeiten der Produktionssteigerung	115
4.3	Zusammenfassung	116
Literatur		118



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507220_0064

1. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Die grünen Pflanzen liefern die organischen energiereichen Verbindungen, welche die Aufrechterhaltung des Bau- und Energiestoffwechsels aller Lebewesen gewährleisten. In diesem Zusammenhang darf nicht vergessen werden, dass wir nicht nur die Leistungen der heute lebenden Pflanzen ausnützen, sondern zusätzlich von den Assimilaten aus früheren Erdzeitaltern zehren. Diese Umstände verleihen der Analyse der an die spezifisch pflanzlichen Photosyntheseorganelle geknüpften Produktion neben der biologischen eine für den Menschen unmittelbare Bedeutung. In Anlehnung zu dieser Duplizität setzten wir es uns zum Ziele, einerseits das biologische Bild des Verhaltens von Nutzpflanzen zu erweitern und andererseits Möglichkeiten zu ihrer wirtschaftlicheren Verwendung aufzuzeigen. Uns schien es zweckmässig zur Lösung dieser Aufgabe den Organismus als Ganzes als Gegenstand der Untersuchung zu wählen. Da wir Aussagen für die Praxis anstrebten, konnten wir uns nicht mit der Ermittlung von Ergebnissen mit zu selektioniertem Pflanzenmaterial und unter speziellen Bedingungen begnügen. Um allgemeingültige Resultate zu erzielen, mussten wir die Umweltfaktoren variieren und der Individualität der Pflanze durch statistisches Vorgehen Rechnung tragen. Dieses erlaubt nur die Berücksichtigung von Grössen, die durch einfache Bestimmungsmethoden ermittelt werden können. Ein Beispiel dafür ist die von Gregory (1917) eingeführte Nettoassimilationsrate (NAR). Sie ist definiert als

$$NAR = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{L} \cdot$$

dW/dt ist die zeitliche Zunahme an Trockenmasse. Sie kann aus der einfach zu messenden Trockenmasse abgeleitet werden. In generalisierter Form gibt sie die biochemische Leistung der Pflanze wieder.

L ist die halbe grüne Oberfläche. Sie beschreibt das Ausmass der der Pflanze gesamthaft zur Verfügung stehenden Struktureinheiten, die die Photosynthese primär ermöglichen.

Demnach kann die NAR als spezifisch biöchemische Leistung angesehen werden. Daneben kann sie als Basis der Ertragsforschung und damit unserer zweiten Zielsetzung dienen. In diesem Zusammenhang wird sie als "Efficiency" (E) bezeichnet.

Im Hinblick auf die Beschreibung der Vorgänge innerhalb des pflanzlichen Organismus haben Differenzen Bedeutung, die die folgende Gleichung befriedigen:

$$D = \left(\frac{dy_i}{dt} - \frac{dy}{dt} \cdot \frac{z_i}{z} \right) / x.$$

dy_i/dt ist die zeitliche Veränderung der Eigenschaft y des i -ten Pflanzenteils.

dy/dt ist die zeitliche Veränderung der Eigenschaft y der ganzen Pflanze.

z_i/z ist die in der Nullhypothese vorausgesetzte Relation zwischen dem Teil und dem ganzen Organismus.

x ist eine geeignete Bezugsgrösse.

Ein Beispiel für D ist die Differenzierung bezüglich der Trockenmasse (W). Sie ist gleich der Abweichung von der Nullhypothese, dass der Teil die gleiche relative Wachstumsrate wie die Gesamtpflanze besitzt:

$$D = \frac{dW_i}{dt} \cdot \frac{1}{W_i} - \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W} = \left(\frac{dW_i}{dt} - \frac{dW}{dt} \cdot \frac{W_i}{W} \right) / W_i$$

In diesem Beispiel wird die Relation zwischen Teil und Ganzem durch die Trockenmasse hergestellt. Als für unsere Untersuchungen bedeutungsvoll erwies sich die über die Assimilationsfläche (L) hergestellte Beziehung

$$D = \left(\frac{dW_i}{dt} - \frac{dW}{dt} \cdot \frac{L_i}{L} \right) / x.$$

Wir konnten zeigen (s. 2.3.1), dass sie ein geeignetes Mass für die Schätzung des Assimilattransports in den i -ten Pflanzenteil liefert. Da die Assimilatverteilung in der Pflanze einen Aufschluss über die Kommunikation innerhalb der Pflanze gibt und eine seit langem vermutete positive Beeinflussung der E durch hohe Speicherleistung durch neuere Untersuchungen (Nösberger und Humphries, 1965; Thorne und Evans, 1964) bekräftigt worden ist, hatte ihre Kenntnis für beide von uns gesetzte Ziele Bedeutung und ist demzufolge neben der E untersucht worden.

Gemeinsames Merkmal der E und des Assimilattransports sind die Differentialquotienten. Da ihre graphische Ermittlung schwer mit dem statistischen Vorgehen vereinbar ist und ihre Berechnung die Kenntnis der Wachstumskurve in mathematischer Form voraussetzt, stellte ihre Bestimmung in methodischer Hinsicht das Hauptproblem dar. Seiner Lösung

schenkten wir besondere Aufmerksamkeit, weil die Dynamik der Lebewesen durch ihre Veränderungen gekennzeichnet ist und die Aussagefähigkeit der Biometrik somit entscheidend davon abhängt, ob sie differenzielle Ergebnisse zu liefern vermag.

Die vergleichsweise grosse Unabhängigkeit der Bestimmung der Wachstumskurven und der Assimilattransporte voneinander und von den eigentlich biologischen Problemen hat uns erlaubt, diese Fragestellungen in separaten, in sich geschlossenen Abschnitten zu behandeln. Die Diskussion ist so gestaltet, dass aus ihr und den Graphiken rasch ein Bild vom Grossteil der Ergebnisse gewonnen werden kann.

2. MATERIAL UND METHODE

2.1 PFLANZENMATERIAL UND ANBAUMETHODE

2.1.1 Einleitung

Die Erfassung der Beeinflussung der Nettoassimilationsrate (E) durch die Art der Verwendung der Assimilate kann nach drei Methoden erfolgen:

1. durch künstliche Eingriffe in das System der Assimilatverteilung durch Entfernen von Teilen des Sinks oder der Quelle, oder durch Pfropfung,
2. durch Auslösen unterschiedlicher Sinkkapazität durch Variation der Umweltbedingungen,
3. durch Prüfen, ob Veränderungen der E im Laufe der Entwicklung auf Variation des Assimilattransports zurückzuführen sind.

Jede dieser Methoden besitzt ihre Nachteile. Bei Anwendung der ersten muss man damit rechnen, dass neben der Beeinflussung der Assimilatverteilung noch andere Wirkungen ausgelöst werden, die in ihrer Gesamtheit schwer zu erfassen sind. Man denke beispielsweise an die Zunahme des BFI, die mit der Verwendung der Assimilate für das Blattwachstum statt für die Speicherung in den Reserveorganen einhergeht oder an die Beeinflussung des Proteinstoffwechsels, die mit dem Abtrennen von Organen verbunden ist. Wareing et al. (1968) beispielsweise stellten, nachdem ein Teil der Blätter entnommen worden war, eine Zunahme des totalen Eiweißgehalts in den verbleibenden Blättern fest. Diese lief parallel mit der Zunahme der Aktivität von Ribulose-1,5-diphosphat-carboxylase, die nach Treharne und Eagles (1968) mit der unterschiedlichen E von Pflanzen unter verschiedener Lichteinwirkung korreliert ist.

Bei Anwendung der zweiten Methode liegen die Schwierigkeiten in der Trennung der Wirkung des Umweltfaktors von der des Sinks. Das Problem der Erfassung der die E beeinflussenden Faktoren stellt sich in der dritten Methode.

2.1.2 Pflanzenmaterial

In unseren Versuchen haben wir alle drei eingangs genannten Methoden angewendet. Die zweite ist von Humphries (1963) an bewurzelten Bohnenblättern angewendet worden. Der

Vorteil dieses Systems liegt vor allem in der klaren Trennung von Sink und Quelle (Definition siehe 2.3.1.5.). Als natürliches System, das sich am ehesten mit seinem einfachen vergleichen lässt, nennt Humphries eine Rosettenpflanze mit einer Pfahlwurzel. Die wichtigste Nutzpflanze dieser Art ist die Zuckerrübe. Da uns Maschinen und Einrichtungen für die Durchführung von Feldversuchen grösseren Stils fehlen, war es uns nicht möglich, mit dieser Pflanze Versuche mit genügender Präzision durchzuführen. Bei Verwendung eines Objekts mit geringem Raumanspruch hatten wir dagegen die Möglichkeit durch Verlegung der Versuche ins Gewächshaus und entsprechender Pflege eine genügende Versuchsgenauigkeit zu erzielen. Eine Pflanze mit klarer Differenzierung in Quelle und Sink, die sich für den Anbau im Gewächshaus eignet, ist das Radieschen (*Raphanus sativus* var. *sativus*). Diese Varietas unterscheidet sich vom Rettich (var. *niger*) durch kürzere Entwicklungszeit und dadurch, dass statt der Wurzel das Hypokotyl verdickt ist. Die Entwicklungszeit der Knolle bis zur Essreife beträgt bei der von uns verwendeten Sorte "Saxa Treib" rund 25 Tage. Ungefähr einen Monat (daher auch der Name Monatsrettich für Radieschen) nach der Aussaat beginnt das Schossen, nach einem weiteren der Fruchtansatz; die ganze Entwicklung ist nach 4-5 Monaten abgeschlossen. Dank dieser kurzen Entwicklungsdauer blieb der gartenbauliche Aufwand, der für die sorgfältige Pflege notwendig war, in erträglichem Mass.

Die erstgenannte Methode zur Abklärung des Zusammenhangs zwischen Assimilattransport und E haben wir an der Buschbohne (*Phaseolus vulgaris* var. *nanus*) durchgeführt. Sie eignet sich in besonderem Masse als Versuchspflanze im Labor und ist dementsprechend auch für Transportuntersuchungen und Gasaustauschmessungen (z.B. Ormrod, 1964) verwendet worden. Auf Grund ihrer Empfindlichkeit auf Infektionen und übermässige Feuchtigkeit ist diese wärmeliebende Pflanze in unserem Klima weniger für Versuche im Freiland geeignet. Die vielen Vorteile und die Gegensätzlichkeiten zum Radieschen liessen ihre Berücksichtigung jedoch sehr verlockend erscheinen. Während das Radieschen am besten gedeiht, wenn es allein steht, wird für Buschbohnen der Anbau in Horsten empfohlen (s. Becker - Dillingen, 1956). Es ist deshalb interessant zu wissen, wie sich der Pflanzenabstand auf die E und Assimilatverteilung der beiden Nutzpflanzen auswirkt. Im weiteren unterscheiden sich die beiden Objekte bezüglich des Lichtbedürfnisses. Radies ist eine ausgesprochen lichthungrige Pflanze, die Bohne gedeiht auch im Halbschatten. Der Unterschied, der uns in besonderem Masse interessierte, betrifft die Art der Reservestoffspeicherung. Radies speichert die Assimilate in entscheidendem Masse schon in der vegetativen

Phase; die Bohne transloziert zwar auch beachtliche Mengen in das reichlich Stärke anhäufende Parenchym der Wurzel (vgl. auch Abb. 31 B), ihre Früchte nehmen aber weit mehr Assimilate auf. Im Unterschied zum Radieschen lässt sich die Ausbildung des wichtigsten Sinks der Bohne durch Entnahme der Blüten ohne wesentliche Verletzung der Pflanze unterdrücken. Als weiterer Vorteil wirkt sich der Bau der Blätter der Bohne aus: die grossflächigen, ganzrandigen Blätter erleichtern die Bestimmung der Blattfläche. Die von uns verwendete Sorte "Sabo" ist weiskornig. Ihre Wuchsform variiert von Hochbusch, bei 12 cm, bis Rund- und Kugelbusch bei 48 cm Pflanzenabstand.

2.1.3 Anbau und Pflege

2.1.3.1 Versuche im Gewächshaus

Im Gewächshaus wurden zwei Versuche mit Radies durchgeföhrt.

Gute Gartenerde wurde bei 90-95 °C während 15-20 min am Haufen gedämpft und einige Tage später in 50 cm tiefer Schicht in die Bankbeete verteilt. Anschliessend wurden die Parzellen durch Holzleisten abgegrenzt und zum Teil mit Dünger beschickt. In der gut eingeebneten und leicht angefeuchteten Erde wurden im gewünschten Abstand Saatlöcher von ungefähr 6 mm Tiefe vorbereitet. In diese Löcher brachte ein zweiter Arbeiter mit Hilfe einer groben Pinzette je zwei Samen. Die mit gesiebter Erde überdeckte Saat kam so knapp 1 cm unter die Oberfläche zu liegen. Sobald die jungen Keimlinge aus der Erde stiessen, wurde an Stellen, die doppelt besetzt waren, der schwächere unter leichtem Anlockern der Erde entfernt. Dieses Verfahren wurde 2 Tage später wiederholt. An Stellen, die zu diesem Zeitpunkt noch nicht besetzt waren, wurden Keimlinge, die in einem besonderen Beet ausgesät worden waren, gepflanzt. Nach weiteren 2 Tage wurden die letzten überzähligen Keimlinge entfernt.

Bei kleinem Abstand zeigten die Pflanzen die Tendenz zu lagern und sich über die Parzelle hinaus auszubreiten. In diesen Fällen wurden sie auf die ihnen zustehende Grundfläche zurückgebunden. Vereinzelt entwickelten sich randständige Pflanzen deutlich stärker. Diese wurden auf die Grösse der übrigen zurückgeschnitten.

Die Kulturen wurden von unseren Gärtnern täglich bewässert und durch Schattierung vor zu starker Einstrahlung geschützt.

2.1.3.2 Versuche im Freiland

Im Freiland wurde je ein Versuch mit Radies und Buschbohne durchgeführt. Der Anbau und die Pflege der Radieschen wurden in gleicher Weise, wie im Gewächshaus durchgeführt, mit dem Unterschied, dass auf die Entseuchung der Erde verzichtet wurde. Während im Gewächshaus neben dem Pflanzenabstand die Wirkung verschiedener Düngung zur Untersuchung gelangte, wurde hier die Lichtwirkung untersucht. Die Strahlungsmenge wurde mit Hilfe der von uns für Schattierungen verwendeten Einrichtung variiert. Diese bestehen aus 1,4 m langen Holzleisten (Gipslatten), die in Abständen, die ihrer Breite entsprechen zu 4,5 m langen aufrollbaren Abdeckungen zusammengekettet sind. Eine Schattierungsvorrichtung, die die Hälfte mehr Schatten wirft, wurde dadurch erhalten, dass quer zu den Holzleisten Streifen aus Aluminiumfolie in der Breite der Leisten aufgenagelt wurden. Nachdem die Radieschen ausgesät waren, wurden die Rollen auf Holzgerüsten aus Dachlatten in 28,2 cm ($\pm 2,4$ cm) Höhe über den Beeten ausgebreitet. Für die Pflege und das Ernten der Pflanzen konnten die Abdeckungen zurückgerollt werden. Sobald einzelne Schosse zwischen den Latten durchtraten, wurden die Gerüste auf 96 cm (± 10 cm) erhöht. Um eine Veränderung des Verhältnisses der Lichtsummen durch seitlichen Lichteinfall zu vermeiden, war es dann notwendig auch an den Seiten Abdeckungen anzustellen. Bei einer Breite von 2 cm wäre dadurch die zusätzliche Verarbeitung von 1000 m Aluminiumstreifen notwendig geworden. Da es fraglich schien, dass die Präzision des Versuchs diesen Mehraufwand rechtfertigte, wurde für den Rest der Versuchsdauer — von der dritten bis vierten Ernte — nur noch die Wirkung des vollen Lichts und diejenige bei Schattierung ohne Aluminiumfolien untersucht.

Für einen Versuch mit Buschbohne stand uns kein genügend grosses Feld zur Verfügung. In zuvorkommender Weise überliess uns Herr Dr. Rudolf Salzmann, Direktor der Eidgen. Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt auf dem Versuchsgelände in Zürich-Oerlikon die nötige Anbaufläche. In den vorzüglich vorbereiteten Boden säten wir mit der Hand im gewünschten Abstand je zwei Samen aus. Von den beiden Keimlingen wurde der schwächere entfernt. Zeigten sich Anzeichen von Infektion, so wurden die Keimlinge durch gesunde aus einem separaten Beet ersetzt. Sobald sich Blüten bildeten, wurden diese auf der Hälfte der Parzellen entfernt, getrocknet und gewogen. Die Pflege der Bohnen beschränkte sich auf mehrmaliges Jäten.

2.1.4 Versuchsanlagen

Alle Versuche wurden in Blöcken mit zufälliger Anordnung angelegt (s. Linder, 1959). Tabelle 1 gibt einen Ueberblick über die Kennzeichen und die in den einzelnen Versuchen untersuchten Wirkungen. Genauere Angaben sind aus den beigefügten Erläuterungen zu entnehmen. Neben den angeführten Versuchen gelangten noch Vorversuche zur Durchführung. Sie dienten der Ausarbeitung der Aussaatmethode und Untersuchungen über die Variabilität innerhalb der Parzellen. Letztere bildet die Voraussetzung für die Abschätzung der Versuchsgenauigkeit und für die Bestimmung der zweckmässigen Stichprobengrösse. Mit den in Tabelle 2 aufgeführten Pflanzenzahlen pro Stichprobe konnten die Wachstumsgrössen für jeden Pflanzenabstand mit ungefähr gleicher Präzision bestimmt werden. Eine Ausnahme ergab sich für den Abstand $2/3$ cm (Versuch Nr. 4). Die ihm entsprechende ausgesprochen hohe Pflanzendichte erleichterte die Ausbreitung der durch *Aphanomyces raphani* verursachten Rettichschwärze. Die Resultate für $2/3$ cm sind deshalb mit einem, im Vergleich zu den anderen Pflanzenabständen, weit höheren Versuchsfehler behaftet und lassen sich somit nur bedingt mit den andern Ergebnissen vergleichen. Wir haben sie deshalb nicht in die Graphiken aufgenommen, die die Abhängigkeiten vom Pflanzenabstand wiedergeben. Aus den in den Vorversuchen festgestellten Varianzen der Trockenmassen des Radieschens bei verschiedenen Aussaatmethoden folgt, dass bei Anbau ohne Vereinzeln und Nachsetzen zur Erzielung der mit unserer Methode erreichten Versuchsgenauigkeit rund die doppelte Anzahl Pflanzen notwendig wird. Die grössere Präzision war hauptsächlich auf die besser synchronisierte Entwicklung der Pflanzen zurückzuführen. Die Versuche sind so angelegt worden, dass die Stichproben, die eine Schätzung des Wachstumsverlaufs lieferten, aus einem Beet entnommen werden konnten. Die Erntezeitpunkte sind auf den Darstellungen der Wachstumsfunktionen (s. 3) durch Kreise markiert.

Tabelle 1 Die zur Durchführung und Auswertung gelangten Versuche

Vers. Nr.	Objekt	Aussaat Datum	letzte Ernte Datum	Ort	untersuchte Faktoren				Wiederh. Anzahl	Ernten Anzahl
					1. Faktor		2. Faktor			
					Art	Stufen Anzahl	Art	Stufen Anzahl		
1	R	24.11.67	6.12.67	GH	Wachstum der jungen Keimlinge (s.2.3.2.1.3)				2	4
2	B	12.6.68	26.6.68	RG	Wachstum der jungen Keimlinge (s.2.3.2.1.3)				2	4
3	R	12.4.65	19.5.65	GH	Abst.	3	Düng.	3	3	3
4	R	11.6.65	6.8.65	GH	Abst.	3 (4)	Düng.	2	3	4
5	R	12.5.66	16.9.66	RG	Abst.	3	Licht	3 (2)	3	4 (3)
6	B	8.6.66	28.9.66	EV	Abst.	3	B'ent.	2	4	4

- Abkürzungen:
- R = Radieschen (*Raphanus sativus* var. *sativus*)
 - B = Buschbohne (*Phaseolus vulgaris* var. *nanus*)
 - GH = Gewächshaus
 - RG = Rechberg-Garten. Anbaufläche 12% gegen SW geneigt.
 - EV = Versuchsgelände der Eidgen. Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt an der Ringstrasse in Zürich
 - Abst. = Pflanzenabstand
 - Düng. = Düngung
 - B'ent. = Unterdrückung der Fruchtbildung durch Blütenentnahme

Erläuterungen:

- Versuch 3:
- Pflanzenabstände = 3 cm, 6 cm, 12 cm
 - Düngung = 0,25, 50 g Ammonsalpeter pro m²
 - Wiederholungen = Lagen in der Querrichtung des Gewächshauses
- Versuch 4:
- Pflanzenabstände = 2 cm, 6 cm, 18 cm
 - Düngungen = ohne Dünger, 100 g Kalimagnesia /m² + 60 g Superphosphat/m² + 40 g Kalk-Ammonsalpeter/m²
 - Wiederholungen = Lagen in der Längsrichtung des Gewächshauses
- Versuch 5:
- Pflanzenabstände = 2 cm, 6 cm, 18 cm
 - Verhältnis der Lichtsummen (Bestimmung s. 2.2.3)
 - 1) vor Erhöhung der Abdeckungen (bis zur 3. Ernte) = 16,4 : 29,5 : 100

2) nach Erhöhung der Abdeckungen = 27 : 100

Wiederholungen = Lage unter den Abdeckungen

Vorfrucht = Buschbohne

Versuch 6: Pflanzenabstände = 12 cm, 24 cm, 48 cm

Entnahme der Blüten = alle, keine

Wiederholungen = Bodenbearbeitung in den Jahren vor der Aussaat

Vorfrucht = Kartoffeln, Herbst Gründüngung

Tabelle 2 Anzahl n_p der Pflanzen pro Stichprobe und Zahl r der Reihen unberück-
sichtigter Randpflanzen. n_p variierte nicht zwischen den Ernten.
B = Buschbohne. R = Radieschen

Objekt	R		B		R		R		R		B	
Versuch Nr.	1		2		3		4		5		6	
Pflanzen- abstand cm	n_p	r	n_p	r	n_p	r	n_p	r	n_p	r	n_p	r
2/3							312	3				
2							228	2	80	2		
2 1/2	84	0										
3					96	1						
6					24	1	22	1	24	1		
12			30	1	6	1					20	1
18							8	1	18	1		
24											10	1
48											8	1

2.2 DATENERARBEITUNG

2.2.1 Bestimmung der Trockenmasse und halben grünen Oberfläche lebender Pflanzenteile

Die für die Ernte bestimmten Pflanzen jeder Parzelle wurden sorgfältig ausgegraben, ins Gewächshaus gebracht, in Wurzel, Knolle und Spross geteilt und gewaschen. 2/3 der Sprosse wurden sogleich weiter zerteilt — bei Radies in Laubblätter, Stengel, Stengel der Blüten- und Fruchtstände, Blüten und Früchte — bei Buschbohne in Stengel, Blattstiele, Spreiten, Blüten und Früchte. Die Teile (abgestorbenes Material wurde entfernt) wurden in bezeichnete Papiersäcke gepackt und bei 103 °C in einem stark ventilierten Schrank getrocknet. Der restliche Drittel wurde für die Bestimmung der halben grünen Oberfläche, im folgenden durch L abgekürzt, verwendet. Vorerst wurden, beginnend mit den Kotyledonen, die Blätter (auch die abgestorbenen) jeder Pflanze der Reihe nach auf einer Glasplatte ausgelegt und mit einem Lichtpauspapier und einer weiteren Glasplatte bedeckt. Anschließend wurden die beiden Platten samt den dazwischenliegenden Blättern um 180° gedreht und mit einer Bolex-Photolampe belichtet und sofort entwickelt (s. Abb. 1). Von den übrigen grünen Teilen wurden in gleicher Weise Schattenbilder erzeugt. Deren Flächen (die abgestorbenen Teile waren bezeichnet worden) wurden später mit einem Planimeter ausgemessen. Das L der Stengel, Schoten von Radies und jungen Hülsen der Bohne ergab sich aus der Projektionsfläche durch Multiplikation mit $\frac{1}{2}$. Für essreife Bohnenfrüchte wurde der Quotient "halber Umfang über Durchmesser" zu 1,3 bestimmt. Aus der Beziehung zwischen der Trockenmasse und L des ausgemessenen Drittels wurde aus der Trockenmasse der ganzen Probe auf ihr L geschlossen.

2.2.2 Bestimmung der Trockenmasse abgestorbener Teile

Die Kenntnis der Masse der abgestorbenen Teile ist nicht nur für die Bestimmung von E wichtig, in vermehrter Masse ist sie für die genaue Ermittlung des Assimilattransports notwendig.

Die vom Radieschen abgestorbenen Teile umfassen Blätter, die Blüten und Teile der Früchte. Die Zahl der gebildeten Blüten ist durch die der Fruchtstiele gegeben, die der abgestorbenen Schoten war an den verbleibenden Resten zu erkennen. Die Massenverluste durch

abgestossene Blütenteile und Teile der Schoten waren, nachdem ihre Anzahl und durchschnittlichen Gewichte ermittelt waren, leicht zu berechnen. Nicht ganz so einfach gestaltete sich die Bestimmung der abgestossenen Blattmasse. Aus Abb. 1 ist ersichtlich, dass das Fehlen der Kotyledonen und Primärblätter auf den Lichtpausen ohne weiteres bemerkt werden kann. Mit der Zeit starben aber auch höher stehende Blätter ab; ihre Zahl wurde an Hand der Blattnarben, die sie an den Stengeln hinterliessen, ermittelt. Die ihnen entsprechende Fläche wurde aus den Pausen der vorangehenden Ernten herausgelesen und der Massenverlust mit Hilfe der Beziehung zwischen Trockenmasse und L bestimmt.

Die Buschbohne stiess neben den Blütenteilen nur die Primärblätter ab. Ihr Fehlen war auf Grund ihrer besonderen Form auf der Lichtpause leicht zu erkennen. Die abgestorbenen Folgeblätter und die reifen Früchte verblieben an der Pflanze und wurden von den grünen Teilen separiert. Die Zahl der ohne Unterdrückung der Fruchtbildung abgestossenen Blüten wurde gleich der der Früchte gesetzt. Die Trockenmasse der entnommenen Blüten wurde selbstverständlich berücksichtigt.

2.2.3 Bestimmung des Verhältnisses der Lichtsummen bei Schattierung

Die Wirkung des Lichts wird in der Regel in Abhängigkeit der Strahlungsintensität untersucht. Da die Intensität der natürlichen Strahlung starken Schwankungen unterliegt, wird sie zweckmässig in der über eine bestimmte Zeitdauer integrierten Intensität, der Lichtsumme gemessen. Durch Schattierungen ist es möglich Anteile der einfallenden Strahlung aufzufangen. Da die Latten der von uns verwendeten Vorrichtungen einen von der Tageszeit abhängigen Schatten warfen, veränderte sich der Anteil der aufgefangenen Strahlung an der totalen Einstrahlung im Laufe des Tages stark. Schwer abschätzbar waren die Anteile zurückgehaltenen diffusen Lichts und die seitlichen Einstrahlungen. Da erwartet werden musste, dass dadurch eine inhomogene Lichtverteilung unter den Abdeckungen verursacht wurde und die Umgebung als auch die Schattierungsvorrichtungen etwas unterschiedliche Beleuchtungsverhältnisse schufen, konnte nur durch viele, über das ganze Versuchsfeld verteilte Messungen ein zuverlässiges Bild der Lichtverhältnisse über den Pflanzenbeständen gewonnen werden. Viele Messungen an verschiedenen Orten lassen sich rasch und einfach mit einem Belichtungsmesser, wie er für photographische Zwecke Verwendung findet, durchführen. Das von uns benützte Fabrikat "Lunasix" konnte mit Hilfe eines Graufilters bis rund 290 000 Lux verwendet werden.



Abb. 1 Die auf der Lichtpause festgehaltenen Schattenbilder der Laubblätter des Radieschens. Die verkehrtherzförmigen Keimblätter und die ungeteilten Primärblätter sind deutlich von den Folgeblättern zu unterscheiden. Kotyledonen der zweiten Pflanze abgestorben.

An vier zufällig ausgewählten Tagen vor und nach Erhöhung der Abdeckungen massen wir knapp über dem Pflanzenbestand jeder Parzelle an zwei zufällig ausgewählten Stellen die Lichtwerte, die wir später an Hand der vom Hersteller gegebenen Eichkurve in Luxwerte umrechneten. Bei klarer Witterung wurde das Verfahren etwas verfeinert, indem unter den Abdeckungen je eine Messung im direkten Sonnenlicht und eine am Schatten durchgeführt wurde. Das Verhältnis zwischen Licht und Schatten wurde mit Hilfe von Lichtpauspapier festgehalten und die beiden Messungen mit den entsprechenden Gewichten berücksichtigt. Aus den so bestimmten Beleuchtungsstärken wurde für alle drei Verfahren die tägliche Lichtsumme berechnet und durch den Wert ohne Schattierung dividiert. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 dargestellt.

Tabelle 3 Relative Lichtsummen bei verschiedener Schattierung. Volles Licht = 100 %

	Schattierung ohne Aluminiumfolien	Schattierung mit Aluminiumfolien
bis zur Erhöhung der Abdeckungen	29,5 % $\pm$ 3 %	16,4 % $\pm$ 1,5 %
nach Erhöhung der Abdeckungen	27 % $\pm$ 4 %	

2.3 AUSWERTUNGEN

2.3.1 Transportbestimmung

Unser Ziel ist die Entwicklung eines generellen Bildes der Verteilung der Stoffe innerhalb ganzer Pflanzen während ihrer ganzen Lebensdauer. Eine so umfassende und unter natürlichen Verhältnissen geltende Aussage kann nur mit einfachen Messmethoden erzielt werden. Im folgenden soll abgeklärt werden, wie und wie weit allein aus Massenbestimmungen auf den Stoffaustausch zwischen einzelnen Organen geschlossen werden kann.

2.3.1.1 Ermittlung des Stoffaustausches aus Massenbestimmungen

Verhältnismässig einfach lassen sich die Anteile Wasser, C-Assimilate und anorganischer Salze bestimmen. Da der Wassergehalt im Vergleich zur Transpiration gering ist, fällt die Ermittlung des Wassertransports aus dem Wassergehalt ausser Betracht.

In Abb. 2 (vgl. auch Abb. 4) sind die Zusammenhänge zwischen Translokation und Lokalisation der in der Trockensubstanz enthaltenen Stoffe in einer, willkürlich in die drei Organbereiche Wurzel, Stengel und Blätter geteilten Pflanze, sowie ihr Austausch mit der Umgebung dargestellt. Die Massenverschiebungen zwischen den drei Teilen und der Umwelt der Pflanze sind durch Pfeile dargestellt. Da sich nur die Differenzen zwischen Zu- und Rückstrom auf die in den Bereichen lokalisierten Stoffe auswirken, genügt es die resultierenden Nettoaustausche zu berücksichtigen. So ergibt sich beispielsweise die Nettoaufnahme anorganischer Stoffe durch die Wurzel als Differenz zwischen Salzabsorption und Auswaschung und die übrigen Stoffumsetzungen mit der Umgebung reduzieren

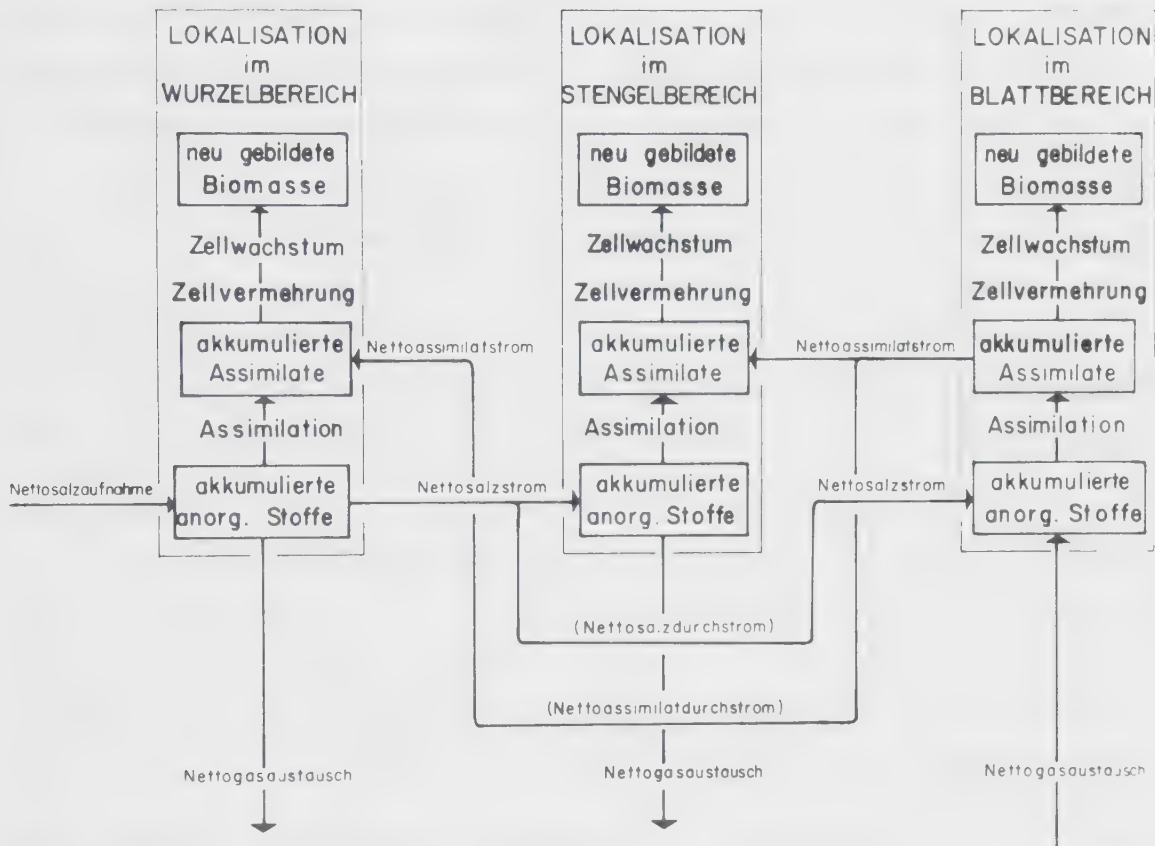


Abb. 2 Schema der Massenbilanz einer in die Bereiche Wurzel, Stengel und Blätter gegliederten Pflanze.

Der Aschenanteil der Trockenmasse macht in der Regel nur einige Prozente aus und ist im allgemeinen als Folge der Salzanreicherung durch Transpiration in den älteren Blättern am grössten. Man muss jedoch beachten, dass der Anteil der Asche an der Zunahme der Trockenmasse eines Organs merklich höher liegen kann, wenn vorübergehend bevorzugt Salze akkumuliert werden. Von methodischer Bedeutung ist die Tatsache, dass direkte Trockenmassenbestimmungen ein Abernten der Pflanzen notwendig machen und die weitere Entwicklung nur an andern Exemplaren verfolgt werden kann. Durch statistisches Vorgehen (siehe 2.3.2.) wird es möglich einen kontinuierlichen und für die gegebenen Bedingungen repräsentativen Verlauf der Entwicklung zu bestimmen.

Die Erfassung des Austausches mit den Bereichen ausserhalb der Pflanze ist nur möglich, wenn geschlossene Systeme vorliegen. Da alle drei Teile mit der Umgebung in Beziehung stehen, sind für die getrennte Messung des Gasaustausches drei geschlossene Räume mit den entsprechenden Apparaturen erforderlich. Dieser hohe technische Aufwand erschwert die Erarbeitung statistisch auswertbarer Daten. Mit Hilfe der Korrelation zwischen Blattfläche und Trockenmasse von Pflanzen aus einem Parallelversuch kann aus der Blattfläche der untersuchten Pflanzen auf deren Trockenmasse geschlossen werden. Auf diese Weise wird es zwar möglich das Ernten der untersuchten Pflanzen zu umgehen: der aus dieser Schätzung resultierende Fehler des Transports macht jedoch die aus den Gaswechselmessungen gewonnene Genauigkeit teilweise wieder zunichte. Berücksichtigt man im weiteren, dass durch die Abgrenzung künstliche Bedingungen geschaffen werden und die Probleme der exakten Erfassung des Salzhaushalts noch nicht diskutiert worden sind, erscheint es fast unumgänglich entweder über die unter praktischen Bedingungen eintretenden Stoffaustausche nur unsichere Aussagen zu machen oder sich auf ihre angenährte Bestimmung zu beschränken. Wesentliche Vereinfachungen ergeben sich, wenn auf die Messung der Austausche der Pflanze mit der Umgebung verzichtet wird. Im folgenden soll untersucht werden, wie weit allein aus den Trockengewichtsänderungen auf den Assimilattransport geschlossen werden kann.

2.3.1.2 Bestimmung der Assimilatverteilung in der Pflanze aus der Veränderung der Trockenmasse einzelner Teile

Formal lässt sich die Veränderung der Trockenmasse eines Pflanzenteils ausdrücken durch

$$dW_x = dA_x + dN_x \quad (1)$$

dabei bedeuten

- dW_x die Trockengewichtszunahme des Pflanzenteils X,
- dA_x die Masse der aus andern Pflanzenteilen zuströmenden Assimilate und
- dN_x die Eigenproduktion des Pflanzenteils X.

Diese wird durch die photosynthetische Leistung der Assimilationspigmente im Pflanzenteil X ermöglicht und umfasst

$$dN_x = dP_x - dR_x + dS_x \quad (2)$$

wobei

dP_x die Massenzunahme, die auf die Photosynthese im Pflanzenteil X zurückzuführen ist,

dS_x die Masse der zuströmenden Salze und

$-dR_x$ die Massenabnahme, die auf Atmung zurückzuführen ist, bedeuten.

Differentiale ohne Index beziehen sich im folgenden auf entsprechende Grössen der ganzen Pflanze. Für die Assimilatstrom in den Pflanzenteil X findet man

$$dA_x = dW_x - dP_x - dS_x + dR_x \quad (3)$$

Von den Gliedern der rechten Seite dieser Gleichung ist nur das erste bekannt, der negative Wert der Summe der übrigen entspricht der Eigenproduktion des Pflanzenteils X. Nimmt man an, dass seine Nettoassimilationsrate gleich derjenigen der ganzen Pflanze ist, also

$$E_x = E = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{L} \quad (4)$$

so findet man die Schätzung $dN_{x,E}$ für die Eigenproduktion von X aus

$$E = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{L} = \frac{dN_{x,E}}{dt} \cdot \frac{1}{L_x} \quad (5)$$

zu

$$dN_{x,E} = E \cdot L_x \cdot dt = dW \cdot \frac{L_x}{L} \quad (6)$$

und für die Schätzung des Assimilatstroms nach X

$$dA_{x,E} = dW_x - dN_{x,E} \quad (7)$$

Die Abweichung F_x des so geschätzten Assimilatzustroms vom tatsächlichen Zustrom ist durch die Differenz

$$F_x = dA_{x,E} - dA_x = dN_x - dN_{x,E} \quad (8)$$

oder

$$F_x = dP_x + dS_x - dR_x - (dP + dS - dR) \cdot \frac{L_x}{L} \quad (9)$$

gegeben. Führt man die Beziehungen

$$c = \frac{L_x}{L}$$

$$dP_x = k_1 \cdot dP$$

$$dS_x = k_2 \cdot dS$$

$$dR_x = k_3 \cdot dR$$

ein, so findet man mit

$$F_x = dP (k_1 - c) + dS (k_2 - c) - dR (k_3 - c) \quad (10)$$

eine geeignete Form für die Abschätzung des Fehlers von dA , der unter Annahme gleicher E für jeden Pflanzenteil entsteht.

Vorerst findet man, dass der Fehler mit zunehmenden dP , dS und dR und somit ungefähr proportional zu dW zunimmt. Fehlerhafte Werte sind also vorwiegend bei grosser Produktivität der Pflanze zu erwarten. In diesem Falle wird in der Regel auch dA_x gross sein, so dass der relative Fehler von dA_x unabhängig von dW ungefähr konstant bleibt.

Im weitem wird F_x durch die Differenzen $(k_i - c)$ beeinflusst. Diese werden umso grösser, je weniger dP_x , dS_x und dR_x durch c bestimmt werden. Für c gleich 0 werden diese Terme unabhängig von c und

$$F_x = k_2 dS - k_3 dR = dS_x - dR_x \quad (11)$$

und

$$dA_x = dA_{x,E} - dS_x + dR_x \quad (12)$$

Aus der Annahme (6) ergeben sich also für chlorophyllfreie Pflanzenteile mit hoher Atmung und geringem Aschengehalt zu kleine Schätzungen für dA_x .

Dass der Salzstrom in ein Organ in der Regel nur einen Bruchteil des Assimilatstroms ausmacht, ist schon erwähnt worden. Im folgenden soll nach Kriterien gesucht werden, die eine Abschätzung der Atmung ermöglichen.

2.3.1.3 Abschätzung der Atmungsverluste

Hohe Atmung zeichnet die Bildungsgewebe aus. Wanner (1944) hat den Sauerstoffverbrauch der Meristeme von Weizenwurzeln von weniger als 1/100 mg Trockengewicht zu ungefähr 10^{-5} mMol/h bestimmt. Nimmt man an, dass Rohrzucker veratmet wird, so entspricht dies einem relativen Trockensubstanzverlust von mehr als 0,68 pro Tag. Aus Abb. 3 entnimmt man, dass dieser Wert das Neunfache der maximalen von uns bei üblichem Pflanzenabstand beobachteten relativen Wachstumsrate der Bohnenwurzeln beträgt. Da der Anteil der Meristeme an der Gesamtmasse bei jungen Organen hoch ist und mit zunehmendem Alter abnimmt, ist zu Beginn der Entwicklung eines Organs mit hohen relativen Atmungsverlusten, die mit zunehmender Lebensdauer abnehmen, zu rechnen.

Gemäss den obenstehenden Ueberlegungen ist besonders bei Wurzeln und Speicherorganen mit zu kleinen Schätzungen $dA_{x,E}$ für dA_x zu rechnen. Die in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Reserveorgane sind die Hülsenfrüchte der Buschbohne sowie die Schoten und die Sprossknolle des Radieschens. Die Atmung von Gewebestücken fleischiger Organe ist häufig gemessen worden. Said (1948) hat die CO_2 -Abgabe von Scheibchen der Speicherwurzel von *Raphanus sativus* var. *Egyptiacus* in Abhängigkeit der Temperatur untersucht. In den ersten 48 Stunden nach der Ernte gaben Gewebe mit 20 g Frischgewicht 3,63 mg CO_2 bei 15 °C und 5,64 mg CO_2 bei 25 °C ab. Bei essreifen Radiesknollen stellten wir einen Trockensubstanzgehalt von 4 % fest. Ueberträgt man diesen Wert auf die Messungen von Said, so ergibt sich bei Saccharose als Atmungssubstrat ein relativer täglicher Trockensubstanzverlust von 0,15 % bei 15 °C und 0,23 % bei 25 °C. Da der Atmungsbestimmung in Warburggefässen sicher gewisse Fehler anhaften, erscheint es angebracht die gefundenen Werte mit den an ganzen Organen gewonnenen zu vergleichen. Brändle (1966) hat die Atmung von Äpfeln vom Beginn ihrer Entwicklung bis zu ihrem Zerfall bestimmt. Die Knolle der von uns untersuchten Rettichsorte besteht zum kleineren Teil aus der verdickten Wurzel, den Hauptteil trägt das Hypokotyl bei. Dieses ist anatomisch mit dem Apfel, der im wesentlichen ebenfalls aus Achsengewebe besteht, vergleichbar, unterscheidet sich von diesem jedoch durch eine kürzere Entwicklungsdauer.

Will man die einzelnen Entwicklungsperioden der beiden Organe miteinander in Einklang bringen, so müssen ihre Entwicklungszeiten in passender Weise normiert werden. Charakteristisch für die sigmoiden Wachstumskurven ist die Zeit Δt_m , die von Beginn der Entwicklung bis zum Erreichen maximalen relativen Wachstums verstreicht. Stellt man die Wachstumsgrössen in Abhängigkeit des Zeitquotienten $k_t = t / \Delta t_m$ dar (siehe Abb. 3), so kann man erwarten, dass die Abzissenabschnitte entsprechender Entwicklungsperioden der verglichenen Organe ungefähr gleich lang werden. Das Mass der Uebereinstimmung wird durch den Entwicklungsrythmus bestimmt. Dieser hängt von der Funktion der Organe ab. Die Entwicklung des Apfels hat Brändle in Einklang mit anderen Autoren in Zellteilung, Zellwachstum, Klimakterium, Lagerung und Zerfall gegliedert. Da das Zellwachstum bei beiden Organen mit der Reservestoffeinlagerung einhergeht und die von Brändle beschriebene Vergrösserung des Interzellularvolumens am Ende der Zellteilungsperiode sowie der Zerfall an den von uns untersuchten Radiesknollen beobachtet werden konnte, erscheint eine gute Uebereinstimmung der Entwicklungsfolge der beiden Organe wahrscheinlich. Die in Abb. 3 dargestellten, durch Atmung verursachten relativen Trockensubstanzverluste gelten somit mit grosser Wahrscheinlichkeit auch für die Knolle des Radieschens, um so mehr, als die Werte in der Periode des Zellwachstums gut mit den aus den Messungen von Said ermittelten übereinstimmen.

Es ist zu erwarten, dass sich die übrigen Organe, wenigstens zu Beginn, ähnlich entwickeln. Die Atmungsintensität von Organen, die während ihrer ganzen Lebensdauer eine, bezogen auf ihr Trockengewicht, hohe Lebensaktivität aufrecht erhalten, wird jedoch nicht auf die geringen Werte, die man an Speicherorganen beobachtet, abfallen. Bei Wurzeln und Blättern ist somit auch nach Erreichen der maximalen relativen Wachstumsrate mit nennenswerten Atmungsverlusten zu rechnen. Der Assimilat-zustrom eines ganzen Tages erfolgt in produktiven Pflanzen praktisch nie in Richtung der Blätter. Somit wirken sich ihre Atmungsverluste nicht auf den aus Trockengewichtsänderungen berechneten Assimilat-zustrom aus. Bedeutungsvoller ist die Beeinflussung des berechneten Transports in die Wurzeln. Dieser wird zu klein, wenn die Verluste durch die Atmung grösser sind als die Salzanreicherung.

Abschliessend sei darauf hingewiesen, dass zwischen Organen, deren Entwicklung schon im Keimling beginnt und solchen, die erst später gebildet werden, unterschieden werden muss. Die Wachstumsperioden der Ersteren fallen wenigstens anfänglich mit derjenigen der ganzen Pflanze zusammen. Die Periode der Zellvermehrung der Früchte und des sich

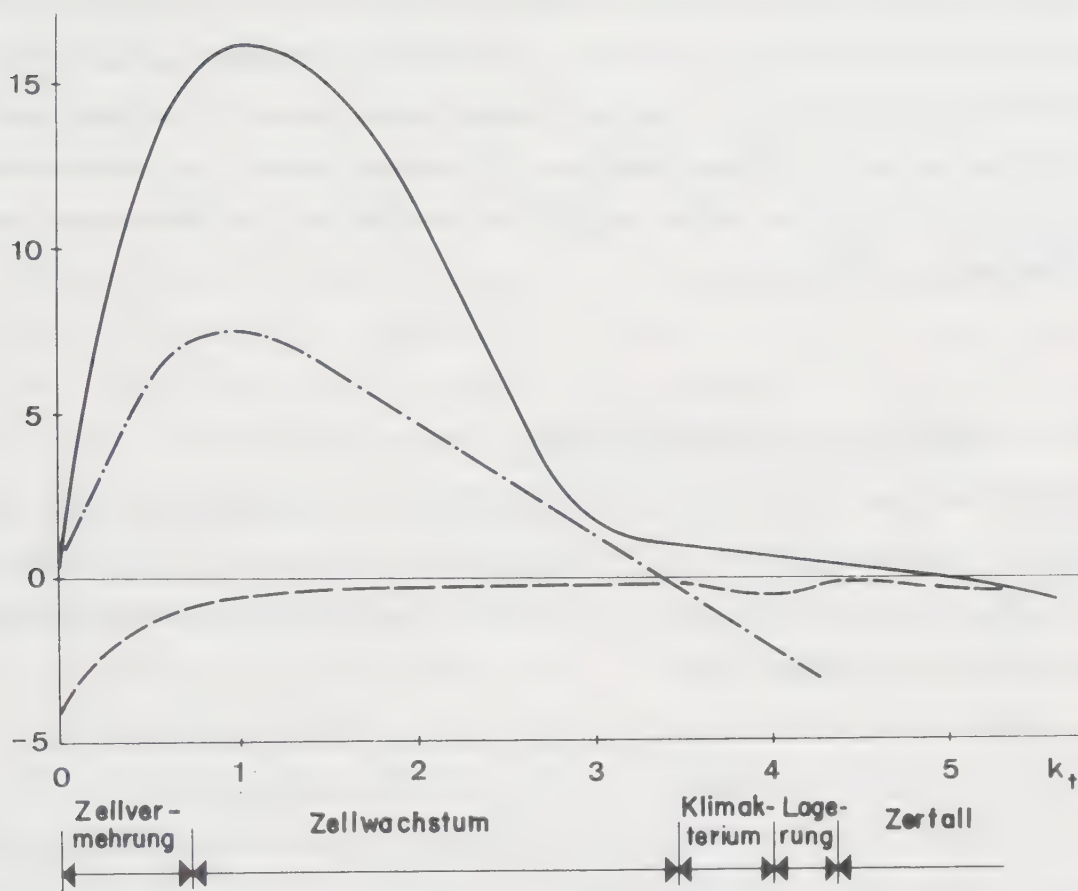


Abb. 3 Relative Wachstumsrate der Sprossknolle des Radieschens (ausgezogen) und der Wurzel der Buschbohne (strichpunktiert). Gestrichelt: relativer Trockensubstanzverlust von Bismarck-Aepfeln, berechnet aus der von Brändle (1968) bestimmten O_2 -Aufnahme unter Annahme von Rohrzucker als Atmungssubstrat. Werte in % pro Tag. Resultate für Radieschen aus Versuch 5, Pflanzenabstand 6 cm, Belichtung 100 %, für Buschbohne aus Versuch 6, Pflanzenabstand 24 cm, ohne Blütenentnahme.
Unten: Wachstumsperioden der Bismarck-Aepfel. k_t = Zeitquotient (Erklärung s. Text).

erst nach Ausbildung der Knolle voll entwickelnden Stengelsystems des Rettichs dagegen fällt in eine Periode, während der die übrigen Organe teilweise voll ausgebildet sind und demnach relativ zu den vorhandenen Zellen wenige neue gebildet werden und sich nur wenige in der Wachstumsphase befinden. Die hohe Nettoassimilationsrate der Pflanze zu diesem Zeitpunkt liefert eine zu grosse Schätzung für die Eigenproduktion der durch hohe Atmungsverluste ausgezeichneten Organe in der Zellteilungsperiode. Der nach (7) berechnete Assimilatzustrom in die jungen Früchte und das Stengelsystem des Rettichs

wird somit zu klein. Da sich die Stengelsysteme während ihrer über die ganze Vegetationsperiode ausgedehnten Zellvermehrung weniger als Reserveorgane von der Entwicklungsfolge der Gesamtpflanze unterscheiden, ist bei jungen Früchten mit einem grösseren Fehler des berechneten Assimilatstroms zu rechnen als bei jungen Stengeln. Weil der Anteil der Trockenmasse der erst in Bildung begriffenen Organe im Vergleich zu den entwickelten gering ist, wirkt sich dieser Fehler jedoch nicht merklich auf den berechneten Gesamtassimilatstrom der Pflanze aus.

2.3.1.4 Beschreibung des Assimilattransports

Theoretisch wird man den Transport als Massenstrom pro Zeiteinheit über einen vektoriell bestimmten Weg definieren und auf den Querschnitt, durch den der Strom erfolgt, beziehen. Im folgenden untersuchen wir, wie weit sich diese Definition in den Bereich der höheren Pflanzen übertragen lässt.

Canny (1960) hat darauf aufmerksam gemacht, dass der Strömungsquerschnitt nicht nur theoretische Bedeutung hat, sondern auch praktisch als Bezugsgrösse dienen kann. Er hat die von mehreren Autoren an verschiedenen Objekten gefundenen Daten auf den Phloemquerschnitt bezogen und auffallend übereinstimmende Werte erhalten. Da kaum Zweifel darüber bestehen, dass der Assimilatstrom wenigstens im wesentlichen in den Siebröhren erfolgt und diese (Literatur siehe Canny 1960) allgemein ungefähr 1/5 des Phloemquerschnitts ausmachen, ist zu erwarten, dass auch der auf den Strömungsquerschnitt bezogene Assimilatstrom, der spezifische Massentransport weitgehend artunabhängig wird. Dieser kann demnach als Grundlage für die Bestimmung anderer Grössen dienen. Es liegt nahe, aus dem Zusammenhang

$$\text{spezifischer Massentransport} = v \cdot p \quad (13)$$

auf die durchschnittliche Transportgeschwindigkeit zu schliessen.

In (13) bedeuten (vgl. Bird et al., 1960)

v die durchschnittliche Geschwindigkeit des Massenstroms über den ganzen Strömungsquerschnitt und

p die durchschnittliche Massenkonzentration über den ganzen Strömungsquerschnitt.

Kennedy und Mittler (1953) haben eine gute Technik zur Gewinnung des Phloemsafte entwickelt. Bestimmt man in parallel angelegten Versuchen einerseits den spezifischen Massentransport und andererseits die Konzentration des Phloemsafte, so sind die Parameter einer klar definierten Transportgeschwindigkeit bekannt. Zwar muss angenommen werden, dass die Konzentration der gewonnenen Lösung nicht genau mit derjenigen im Phloem übereinstimmt, aber die so erhaltene Information über die Transportgeschwindigkeit ist doch aufschlussreicher als manche mit direkten chemischen Methoden gemessene und die mit Hilfe der Wanderung der radioaktiven Front ermittelten Werte, über deren Zusammenhang mit der tatsächlichen Assimilatbewegung noch weitgehende Unklarheit herrscht. Die Bedeutung des spezifischen Massentransports liegt somit nicht nur in seiner direkten Aussage; er liefert zudem einen wertvollen Beitrag für die Bestimmung der Transportgeschwindigkeit.

Zur Beschreibung der Transportwege innerhalb der Pflanze sind deskriptive Darstellungen geeignet, wie sie beispielsweise von Wanner und Bachofen (1961) in ihren Fütterungsversuchen an *Phaseolus vulgaris* gewählt wurden. Da der Assimilatstrom in Wahrheit nicht nur vom Applikationsort aus erfolgt, sondern auch von jeder anderen Stelle der Pflanze aus, würde sich diese Art der Beschreibung des Transportweges für die ganze Pflanze sehr kompliziert gestalten. Eine wesentliche Vereinfachung ergibt sich, wenn die Pflanze in einen Bereich, der Assimilate empfängt und einen, der Assimilate abgibt, geteilt wird. Diese beiden Zonen sind von Mason und Maskell (1928) als "Sink" und "Source" der Assimilate einander gegenübergestellt worden. Für "Source" wählen wir in folgenden das Wort "Quelle", da für "Sink" unseres Wissens kein passendes deutsches Wort im Gebrauch ist, übernehmen wir den englischen Ausdruck. Wie der Sink und die Quelle praktisch abgegrenzt werden können, soll nun gezeigt werden.

Der Gedanke liegt nahe den Assimilatstrom für möglichst viele Bereiche der Pflanze zu bestimmen, diejenigen mit Assimilatzustrom dem Sink und diejenigen mit Assimilatabgabe der Quelle zuzuordnen. Diesem Vorgehen wird praktisch nicht nur durch die Identifizierbarkeit der Bereiche Grenzen gesetzt. Aus der folgenden Ueberlegung geht hervor, dass zu klein gewählte Bereiche zu grosse Assimilatströme zwischen Quelle und Sink vortäuschen können. Denken wir uns den Assimilatstrom in zwei benachbarte Bereiche A und B gegeben als $dA_A \pm s_A$ und $dA_B \pm s_B$, so ergibt sich der Beitrag des Bereichs (A + B) an den Assimilatstrom zwischen Quelle und Sink zu

$$|dA_{A+B}| = |dA_A| + |dA_B| \pm \sqrt{s_A^2 + s_B^2}.$$

Besitzen dA_A und dA_B gleiches Vorzeichen, so wird

$$\left| dA_{A+B} \right| = \left| dA_A \right| + \left| dA_B \right| \pm \sqrt{(s_A^2 + s_B^2)}.$$

Unterscheiden sich dA_A und dA_B dagegen im Vorzeichen, so wird

$$\left| dA_{A+B} \right| < \left| dA_A \right| + \left| dA_B \right| \pm \sqrt{(s_A^2 + s_B^2)}.$$

Ist der Unterschied der Vorzeichen nur zufällig bedingt, so erhält man mit der Aufteilung des Bereichs (A+B) in A + B für (A+B) einen zu grossen Beitrag an den Assimilatstrom zwischen Quelle und Sink. Will man diesen Fehler vermeiden, so muss, nachdem eine Einteilung vorgenommen worden ist, abgeklärt werden, welche dA_i von 0 (im statistischen Sinne) verschieden sind. Für die von uns vorgenommene Aufteilung der Buschbohne haben wir eine solche Untersuchung durchgeführt und gefunden, dass zu allen vier Erntezeitpunkten alle (es waren 4 bzw. 5) $\frac{dA_i}{dt} \cdot \frac{1}{W_i}$ von 0 verschieden waren. Offenbar war die Präzision des Versuchs so, dass eine so weitgehende Aufteilung statthaft war.

Hat man sich versichert, dass keiner der n Bereiche der Pflanze zu klein gewählt wurde, so findet man für den totalen Assimilatstrom zwischen Quelle und Sink

$$TAS_{Q,S} = k \cdot \sum_{i=1}^n \left| dA_i \right|.$$

k hängt ab von der Anordnung der Bereiche. Ueberlappen sie die Grenze zwischen Quelle und Sink nicht, so ist $k = 1/2$. Praktisch wird man nie vermeiden können, dass einzelne Bereiche sowohl Teile des Sinks als auch Teile der Quelle umfassen. Deshalb wird k, besonders wenn die Pflanze nicht klar in Sink und Quelle differenziert ist, stets grösser als 0,5 werden.

In unseren Versuchen hätte sicher ein grösserer $TAS_{Q,S}$ resultiert, wenn die Blattknospen von den Blättern separiert worden wären. Da wir für verlorene Blätter dasselbe spezifische Blattgewicht, wie für lebende einsetzten, wäre durch die Trennung älterer Blätter von den übrigen $TAS_{Q,S}$ nicht beeinflusst worden. Möglicherweise hätte die separate Berücksichtigung der Blattstiele bei Radies zu einem grösseren $TAS_{Q,S}$ geführt. Die detaillierte Aufteilung der Buschbohne macht es wahrscheinlich, dass hier k kaum je grösser als 0,55

wurde. Auch bei Raphanus dürften, solange kein eigentliches Stengelsystem ausgebildet war, kaum grössere k -Werte eingetreten sein. Durch das Einbeziehen des stark chlorophyllhaltigen Stengelsystems der Fruchtstände in die übrige Stengelmasse ist in der reproduktiven Phase wahrscheinlich ein Teil der Quelle mit dem Sink vermischt worden.

Nachdem wir geklärt haben, wie sich die Hauptrichtungen des Assimilattransports innerhalb der Pflanzen zweckmässig feststellen lassen, bleibt noch die passende Bezugsgrösse für die Assimilatströme auszuwählen. Die durch sie festgelegte Transportgrösse soll nach Möglichkeit

1. die Ermittlung der Transportgeschwindigkeit erlauben und
2. sich in ein Gesamtbild der Transportvorgänge in der Pflanze einfügen lassen.

Die in der vorliegenden Arbeit zur Verfügung stehenden Bezugsgrössen sind die Trockengewichte und grünen Oberflächen der einzelnen Teile und der ganzen Pflanze. Aus diesen lassen sich vier Grössen unterschiedlicher Bedeutung bestimmen:

1. $\frac{dA_i}{dt} \cdot \frac{1}{L_i}$
2. $\frac{dA_i}{dt} \cdot \frac{1}{W_i}$
3. $\frac{dA_i}{dt} \cdot \frac{1}{L}$
4. $\frac{dA_i}{dt} \cdot \frac{1}{W}$

Da für chlorophyllfreie Organe $L_i = 0$ wird, hat die erste Grösse keine allgemeine Bedeutung und fällt ausser Betracht.

Will man die Transportgeschwindigkeit an der Grenze zweier Bereiche bestimmen, so muss bei Organen, die den Transport zwischen zwei Bereichen vermitteln, statt des Nettoassimilatstroms der Assimilatdurchstrom dD_i berücksichtigt werden (siehe Abb. 4). Dieser wird an jeder Grenze durch die Nettoassimilatströme in die Organe und deren Lage im Organismus bestimmt. Bezieht man die dD_i/dt auf die W_i , so stehen die $\frac{dD_i}{dt} \cdot \frac{1}{W_i}$ durch die Korrelation zwischen W_i und dem Strömungsquerschnitt des i -ten Bereichs an der beobachteten Grenze zwar in direkter Beziehung zum spezifischen Massentransport. Da die W_i voneinander verschieden sind, geht jedoch die Uebersicht über die Bilanz der

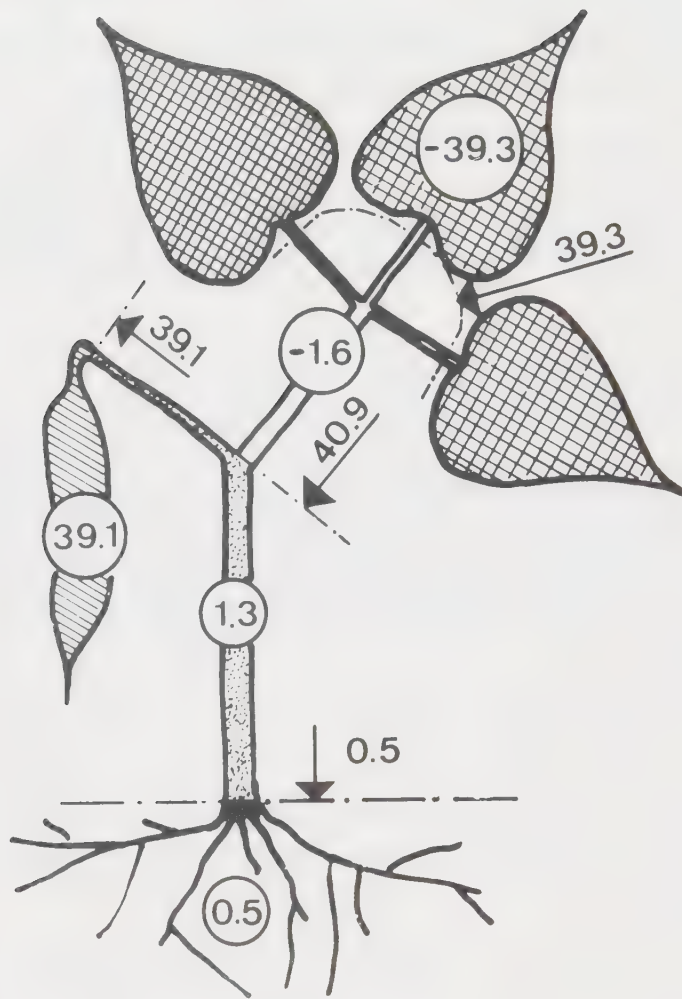


Abb. 4 Zusammenhang zwischen den Nettoassimilatströmen (eingekreist) in die von uns an Buschbohne unterschiedenen Bereiche und den Assimilatdurchströmen (durch Pfeile dargestellt) an den Grenzen zwischen den Bereichen. Daten aus Versuch Nr. 6, bezogen auf die halbe grüne Oberfläche der Pflanze in $10^{-1} \cdot g \cdot m^{-2} \cdot Tag^{-1}$. Pflanzenabstand = 24 cm, $t - t_0 = 65$ Tage.

Assimilatströme verloren. Wählt man dagegen für alle dA_i/dt dieselbe Bezugsgrösse W (oder L), so bleibt die Uebersicht erhalten. Die dD_i/dt können aus den $\frac{dA_i}{dt} \cdot \frac{1}{W}$, W und der Lage der Organe an jeder gewünschten Grenze zweier Bereiche bestimmt werden. Somit wird eine übersichtliche Beschreibung des Assimilattransports aus wenigen Parametern möglich. Interessiert man sich für die durchschnittliche Transportgeschwindigkeit, so ist lediglich noch die Kenntnis der Strömungsquerschnitte notwendig.

Durch die Wahl von W (oder L) als Bezugsgrösse werden die beiden ersten an die Transportgrösse gestellten Bedingungen vollumfänglich erfüllt. Es bleibt nun noch zu prüfen, welche der beiden Grössen, W oder L , eine bessere Deutung zulässt. Vergleicht man diese Wachstumsparameter miteinander, so zeigt sich ein wesentlicher Unterschied. Während die Lebensaktivität der Pflanze im Vergleich zur produzierten Trockenmasse mit zunehmendem Alter abnimmt, stellt L als Mass für die bestrahlte Chlorophyllmenge eine in ihrer physiologischen Bedeutung weit weniger variable Grösse dar. Das wird beispielsweise aus dem Vergleich von E mit R (vgl. Tab. 4) deutlich und äussert sich im Umstand, dass die produzierte Trockenmasse, nachdem Pflanzenteile abgestossen wurden, nicht mit der Trockenmasse des verbleibenden Pflanzenkörpers übereinstimmt. Verschiedentlich (beispielsweise Humphries, 1963) wurde die Vermutung geäussert, dass zu geringe Aufnahmefähigkeit der Pflanze für die Assimilate depressiv auf E wirken könnte. Zur Prüfung dieser Hypothese ist wenigstens die ungefähre Kenntnis des zeitlichen Verlaufs dieser Aufnahmefähigkeit, wir nennen sie im folgenden Sinkkapazität, notwendig. Da die Leistungen des Sinks, ähnlich der von L an die lebensaktiven Teile der Pflanze gebunden sind, kann erwartet werden, dass die Sinkkapazität eher zu L als zu W parallel verläuft. Die auf L bezogenen Transportgrössen sind, ähnlich E , physiologisch verhältnismässig konstant definierte Grössen, die sich beispielsweise auch bei verschiedenem Alter der Pflanzen in beschränktem Masse miteinander vergleichen lassen. Für den Zusammenhang zwischen $\frac{TAS_{Q,S}}{dt} \cdot \frac{1}{L}$, wir nennen diese Grösse im folgenden totaler spezifischer Assimilatstrom S , und der Sinkkapazität C findet man

$$\frac{C}{L} = k_c \cdot \frac{TAS_{Q,S}}{dt} \cdot \frac{1}{L} = k_c \cdot S.$$

k_c hängt ab von der Ausnützung von C und ist im allgemeinen grösser als 1. Für k_c gegen 1 kann C depressiv auf E wirken.

Tabelle 4 Relative Trockenmassenzunahme R und E in Abhängigkeit der Zeit. t_0 wie in Tab. 6. Werte aus Versuch 5, Pflanzenabstand 6 cm, volles Licht.

$t - t_0$ Tage	E $g \cdot m^{-2} \cdot Tag^{-1}$	R $\% \cdot Tag^{-1}$
10	5.84	15.26
20	8.33	16.93
30	7.18	11.75
40	7.37	8.80
50	4.38	4.84
60	3.54	3.41
70	3.94	3.42
80	4.19	3.27
90	4.12	2.91
100	3.67	2.36
110	2.84	1.64

In allen unsern Versuchen haben wir S und die durch die Organe gelieferten Anteile bestimmt und ihren zeitlichen Verlauf graphisch dargestellt (s. 4.1.5.). Da aber $\frac{TAS_{Q,S}}{dt} \cdot \frac{1}{W}$, wir nennen diese Grösse im folgenden totaler relativer Assimilatstrom, ein anschauliches Bild der durchschnittlichen innern, aktiven Bewegung gibt, haben wir für die Versuche 3 und 4, in denen keine nennenswerte Verluste durch abgestossene Pflanzenteile auftraten, auch die auf W bezogenen Assimilatströme bestimmt und graphisch dargestellt (S. 4.1.4.). Neben der Anschaulichkeit besitzen diese Grössen den Vorteil, dass sie durch eine einzige Dimension bestimmt sind. Diese Dimension ($Zeit^{-1}$) besitzt beispielsweise auch die Wechselzahl der Enzymkinetik.

2.3.1.5 Zusammenfassung

Die beschriebene Methode ermöglicht eine übersichtliche Beschreibung des Assimilattransports innerhalb der ganzen Pflanze. Die aus der Veränderung der Trockenmasse bestimmten Assimilatströme sind, auch wenn sie nur ein geringes Mass erreichen, nach Abschluss der Zellteilungsperiode mit kleinen relativen Fehlern behaftet. Da bei jungen

Organen, bezogen auf ihr Trockengewicht, beachtliche Atmungsverluste auftreten, sind die für sie ermittelten Assimilatströme zu klein.

2.3.2 Berechnungen

2.3.2.1 Mathematische Beschreibung der Wachstumskurven

Im vorangehenden Abschnitt (2.3.1.) ist vorausgesetzt worden, dass die Veränderungen der Trockenmasse der interessierenden Pflanzenteile bekannt sind. Im folgenden soll gezeigt werden, wie diese Differentiale und die andern für die Bestimmung von E und der Assimilattransporte notwendigen Parameter für jeden Zeitpunkt des Untersuchungsintervalls bestimmt werden können. Die Voraussetzung für die Ermittlung der gesuchten Grössen ist die Kenntnis der Wachstumskurven. Im folgenden konzentrieren wir uns auf die Beschreibung des zeitlichen Verlaufs der Trockenmasse der ganzen Pflanze. Die Bestimmung der Wachstumskurven der Pflanzenteile und der halben grünen Oberflächen gestaltet sich im Prinzip gleich.

Entnimmt man aus einer sich unter bestimmten Bedingungen entwickelnden Pflanzenpopulation im Laufe der Zeit t die Pflanzen, die sich auf einer zufällig ausgewählten Fläche ausbilden, so stellen ihre Trockenmassen W_i Schätzungen der Trockenmassen $W(t_i)$ dar, die die Pflanzenpopulation unter den gegebenen Bedingungen zu den betreffenden Zeitpunkten t_i pro Fläche erreicht. Die Differenzen zwischen den W_i und $W(t_i)$ hängen ab von der Grösse der Stichproben und den Häufigkeitsverteilungen der Trockenmassen der einzelnen Pflanzen der Population. Ein Bild der Form dieser Verteilungen erscheint im Hinblick auf die bestmögliche Schätzung von $W(t)$ wünschenswert.

2.3.2.1.1 Die Häufigkeitsverteilung der Trockenmasse ganzer Pflanzen

Da Pflanzen nur Gewichte grösser als null besitzen, ist ihre Häufigkeitsverteilung einseitig begrenzt. Solche Verteilungen sind in der Regel schief, mit einem häufigsten Wert, der kleiner als der Mittelwert ist. Stellt man die Häufigkeiten in Abhängigkeit der Logarithmen dar, so ergibt sich oft eine gute Übereinstimmung mit der Normalverteilung. Obeid et al. (1967) haben eine Untersuchung über die Häufigkeitsverteilung der Trocken-

masse einzelner Pflanzen aus Populationen von *Linum usitatissimum*, die sich aus ausgestreuten Samen entwickelten, durchgeführt. Zwei Wochen nach dem Erscheinen der Saat waren die Häufigkeiten der Trockenmassen der Pflanzen symmetrisch verteilt. Diese Verteilungen wurden allmählich mit zunehmender Lebensdauer und grösserer Pflanzendichte zunehmend schief. Für die reproduktive Phase ergab sich eine gute Uebereinstimmung mit der "log-normal distribution". Analoge Verhältnisse fanden Hozumi et al. (1955) und Stern (1965). Koyama und Kira (1956) führten aus, dass schiefe Verteilungen als logische Folge der exponentiellen Natur der grundlegenden Wachstumsprozesse eintreten und normal verteilte Häufigkeiten der Logarithmen der Wachstumsgrössen auch beim Fehlen des Dichtestresses zu erwarten sind.

2.3.2.1.2 Bestimmung der Wachstumskurven durch Regression

Die Wahl des richtigen Kurventyps ist entscheidend für die zutreffende Beschreibung des Zusammenhangs zwischen empirisch bestimmten Variablen. Der für die ganze Lebensdauer der Pflanze gültige sigmoide Verlauf der Wachstumskurven kann beispielsweise durch Exponentialfunktionen von der Form der Gauss'schen Häufigkeitsverteilung beschrieben werden. Robertson (1923) hat auf die Analogie zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit und der Reaktionsgeschwindigkeit monomolekularer autokatalysierter Vorgänge hingewiesen. Die genannten Funktionen sind aber zu sehr auf die Wiedergabe genereller Zusammenhänge festgelegt um vorübergehende Schwankungen des Wachstums, die z.B. zur Klärung des Einflusses des Assimilattransports auf E berücksichtigt werden müssen, wiedergeben zu können. Wirkungen zeitlich begrenzter Einflüsse können praktisch nur dadurch erfasst werden, dass für Teilbereiche der Entwicklung separate Funktionen bestimmt werden. Innerhalb dieser Perioden lässt sich das Wachstum durch einfache mathematische Zusammenhänge mit befriedigender Genauigkeit beschreiben (Vernon und Allison, 1963, Radford, 1967).

Eine wichtige Voraussetzung für die Bestimmung zutreffender Regressionen ist die gleichmässige Verteilung der Varianzen der Messergebnisse innerhalb des Beobachtungsintervalls. Bei gleichmässigem Wachstum aller Pflanzen einer Population bleiben die relativen Streuungen der Wachstumsgrössen im Laufe der Zeit konstant. Für die Bestimmung der Wachstumskurven sind demnach die Logarithmen der beobachteten Werte geeignet. Im

Rahmen einer Untersuchung der Wirkung der CO_2 -Konzentration auf das Wachstum von *Callistephus chinensis* haben Hughes und Freeman (1967) den Verlauf der Logarithmen der Trockenmassen und Blattflächen zwischen dem 50. und 90. Tag nach der Aussaat durch Polynome 3. Grades dargestellt. Die Beiträge der linearen und quadratischen Komponenten an die Regression erwiesen sich als stark gesichert. Für die aus den Regressionsgleichungen berechnete $E(t)$ ergab sich ein relativer Fehler von ungefähr 15 %. Die Vorteile dieser Methode gegenüber der Bestimmung nach Gregory (1917) sind von Radford (1967) ausführlich geschildert worden. Die Nachteile der Regressionstechnik liegen vor allem darin, dass die Information aus sehr vielen — zwar verhältnismässig kleinen — Stichproben erarbeitet, festgehalten und statistisch ausgewertet werden muss. Ein weiterer Nachteil ergibt sich aus der oben genannten Tatsache, dass die Häufigkeitsverteilungen der Logarithmen der Trockenmassen der Pflanzen erst in späteren Entwicklungsstadien normal verteilt sind. Für junge Pflanzen werden diese Verteilungen negativ schief. Die Mittelwerte von Stichproben liegen deshalb bevorzugt über dem Durchschnitt der Grundgesamtheit und die Regressionen, deren Bestimmung auf der Normalverteilung beruht, täuschen bei jungen Pflanzen zu hohe Werte vor. Eine Methode, die die beiden Nachteile in geringerem Masse und alle Vorteile der Regressionstechnik besitzt, jedoch zweckmässig nur im Zusammenhang mit dem Planexperiment Anwendung finden kann, wird im folgenden geschildert.

2.3.2.1.3 Bestimmung der Wachstumskurven durch Interpolation

Als Interpolation bezeichnet Stiefel (1965) "die Berechnung des Wertes des Stützpolynoms an einer einzelnen — numerisch gegebenen — Stelle". Das Stützpolynom ist durch die Stützstellen (= Abszissenwerte) und Stützwerte (= Ordinatenwerte) nach der Formel von Lagrange (s. Stiefel) eindeutig bestimmt. Konstruiert man das Stützpolynom $P_w(t)$ durch die Stützwerte W_i , so stellt $P_w(t)$ eine Schätzung des Zusammenhangs $W(t)$ dar. $P_w(t)$ unterscheidet sich von der wahren Funktion $W(t)$, weil

1. die Stützwerte W_i von den wahren Werten abweichen und
2. Stützpolynome empirische Funktionen zwischen den Stützstellen nur angenähert wiedergeben.

Unsere Aufgabe war es also, die Stützwerte so zu bestimmen und die Stützstellen so zu wählen, dass sich die beiden Ursachen für die Abweichung der Interpolation vom wahren Zusammenhang in möglichst geringem Masse und in jedem Zeitpunkt ungefähr gleich stark auswirken.

Ungenauigkeiten der Stützwerte wirken sich besonders nachteilig aus, wenn die Distanzen zwischen den Stützstellen nicht gross gegenüber den Fehlern der Stützwerte sind. Es ist also günstig, verhältnismässig wenige, dafür genau bestimmte Stützwerte zu verwenden. Grosse Stichproben haben gegenüber kleinen zudem den Vorteil, dass die nachteiligen Auswirkungen schiefer Verteilungen weniger ins Gewicht fallen. Die Optimalzahl der Stützstellen hängt ab von der Zahl der Wachstumsphasen, die durch die Kurvengleichung dargestellt werden soll. Für die Beschreibung einer sigmoiden Wachstumskurve ist ein Polynom mindestens 3. Grades, also die Berücksichtigung von wenigstens 4 Stützwerten notwendig. Um vorübergehende Beeinflussungen des Wachstums festhalten zu können, sind entsprechend mehr Werte notwendig. Charakteristische Abschnitte der Entwicklung sind die Keimung, die reproduktive und die vegetative Phase. Diese gliedert sich bei *Raphanus sativus* in die Periode der Knollenbildung und das Schossen. Setzt man voraus, dass in jeder der 4 Perioden die Möglichkeit für das Auftreten eines Wendepunktes bestehen soll, so sind für die Beschreibung des Wachstums über die ganze Vegetationsperiode wenigstens 4+3 Stützstellen notwendig. Ist das Wachstum der Organe von Interesse, so sind die Stützstellen so zu wählen, dass für die Beschreibung des Wachstums jedes Organtyps wenigstens 4 Stützwerte zur Verfügung stehen. Insgesamt 9 Stützstellen sollten sich so anordnen lassen, dass das Wachstum jedes Organtyps befriedigend beschrieben wird.

Zur Erzielung einer gleichmässigen Genauigkeit über den ganzen Definitionsbereich gelten die gleichen Grundsätze, wie für die Regression. Die Genauigkeit der Approximation einer Funktion durch ein Stützpolynom hängt ab von ihrer Beschreibbarkeit durch ein Polynomsystem. Auf Grund der exponentiellen Natur des Wachstums ist zu erwarten, dass sich $\log W(t)$ durch Stützpolynome einfacher darstellen lässt als $W(t)$. Zur Berechnung der uns interessierenden Wachstumsgrössen haben wir deshalb durchwegs die Logarithmen der gemessenen Parameter verwendet. Aber auch nach dieser Transformation ist die Genauigkeit der Interpolation noch ungleich, weil sich Ungenauigkeiten der Stützwerte bevorzugt gegen die Enden der Definitionsbereiche der Stützpolynome bemerkbar machen. Dieses "Flattern" des Stützpolynoms kann durch seine Entwicklung nach T-Polynomen

(s. Stiefel, 1965) behoben werden. Das in FORTRAN IV geschriebene Unterprogramm für die Entwicklung von Stützpolynomen mit 3 bis 6 Stützwerten ist in Abb. 5 wiedergegeben.

Ein Vergleich der Eigenschaften der in der geschilderten Art durchgeführten Interpolation mit der Regression ergibt sich aus Tab. 5. Als wesentlicher Vorteil der Interpolation erweist sich ihre gute Vereinbarkeit mit dem Planexperiment. Im Gegensatz zur Regression lassen sich die interessierenden Wachstumsgrößen aus den gemessenen Parametern ohne statistische Untersuchungen direkt bestimmen. In einfacher Weise können so viele Einzelwerte berechnet werden, die zusammen mit den Parametern varianzanalytisch beurteilt werden können. Durch zufällige Zuordnung der Kombinationen der Stützstellen zu den Verfahren kann erreicht werden, dass sich die auf den nachteiligen Eigenschaften der Interpolation beruhenden Fehler in zufälliger Weise auf die berechneten Größen übertragen und als Teil des Versuchsfehlers in Erscheinung treten. Bei Verwendung der Interpolation im Zusammenhang mit dem Planexperiment ergibt sich als einziger Nachteil gegenüber der Regression die grössere Zahl der Pflanzen pro Stichprobe (s. Tab. 6). Dieser Nachteil wird durch den Vorteil der geringeren Stichprobenzahl mehr als wettgemacht, so dass bei geeigneter Verwendung der Interpolation Approximationen empirischer Zusammenhänge in einfacherer Weise und treffender erzielt werden können als durch Regression. Von grösster Bedeutung ist der Vorteil, dass der sich unter bestimmten Bedingungen ergebende Verlauf der berechneten Wachstumsgrößen verhältnismässig unabhängig von mathematischen Annahmen aufgezeigt wird.

- Abb. 5 Unterprogramm zur Entwicklung der Stützpolynome für 3-6 Stützwerte nach T-Polynomen und Berechnung der 1. Ableitung.
Ein wesentlich kürzeres Programm ermöglicht sich, wenn
- a) die Polynomsysteme für die Trockengewichte und die Blattfläche nacheinander entwickelt werden,
 - b) die Nummern, der in den Referenzen enthaltenen Stützstellen als Matrix eingegeben werden und
 - c) die 1. Ableitung algorithmisch berechnet wird.

```

C
C
C SUBROUTINE AGRA
C
C -----
C
C ENTWICKLUNG VON STUETZPOLYNOMEN NACH T-POLYNOMEN.
C ES WERDEN ZWEI POLYNOMSYSTEME ENTWICKELT, VON BEIDEN KÖNNEN DIE
C WERTE AN MAXIMAL 150 BELIEBIG AUSWÄHLBAREN STELLEN BERECHNET UND
C 3 BIS 6 STUETZSTELLEN VERWENDET WERDEN. VON EINEM DER BEIDEN WIRD
C ZUDEH DIE 1. ABLEITUNG BERECHNET. DIE STUETZSTELLEN UND DIE
C STELLEN, DEREN ORDINATENWERTE GESUCHT SIND, MÜSSEN FÜR DIE
C BEIDEN VARIABLEN ÜBEREINSTIMMEN
C
C BESCHREIBUNG DER EXTERNEN PARAMETER
C
C X = INPUT-/OUTPUTVEKTOR DER INNERHALB DAS INTERVALL (-1,+1)
C TRANSFORMIERTEN STUETZSTELLEN
C TRANSFORMATION:  $X = ZETA/AK - 1$ 
C W = VARIABLE (= LOG(TROCKENGESICHT)), VON DER DIE WERTE DES
C POLYNOMSYSTEMS UND DER 1. ABLEITUNG BERECHNET WERDEN.
C INPUTVEKTOR DER STUETZWERTE, OUTPUTVEKTOR DER BERECHNETEN WERTE
C DES POLYNOMSYSTEMS
C F = VARIABLE (= LOG(BLAUFLÄCHE)), VON DER DIE WERTE DES POLY-
C NOMSYSTEMS BERECHNET WERDEN.
C DW = ENTLOGARITHMIERTE WERTE VON W MAL 1. ABLEITUNG VON W
C (=ABSOLUTE ZEITLICHE TROCKENGESICHTSZUNAHME)
C AK = STEIGE K
C N = ZAHL DER STUETZSTELLEN
C NTYP = FÜR NTYP KLEINER ALS 1 WERDEN DIE BERECHNETEN WERTE
C FÜR W UND F ENTLOGARITHMIERT, SOWIE DW UND RW BERECHNET.
C FÜR NTYP GRÖßER ALS 1 WIRD NICHT ENTLOGARITHMIERT UND DW UND
C RW NICHT BERECHNET.
C NT = ZAHL DER GESCHÄTZTEN WERTE DES POLYNOMSYSTEMS, DARF 150
C NICHT ÜBERSCHREITEN.
C T = INPUT-/OUTPUTVEKTOR DER STELLEN, AN DENEN DIE WERTE VON W,
C F, DW UND RW BERECHNET WERDEN.
C
C REFERENZSCHEMA
C
C REFERENZ    NUMMER DER STUETZSTELLE
C STUFE       1 2 3 4 5 6      N
C
C   6         + + + + +      6
C   5         + + + + +
C   4         + + + + +
C   3         + + + + +
C   2         + + + + +
C
C   5         + + + + +      5
C   4         + + + + +
C   3         + + + + +
C   2         + + + + +
C
C   4         + + + + +      4
C   3         + + + + +
C   2         + + + + +
C   3         + + + + +      3
C   2         + + + + +
C
C -----
C
C SUBROUTINE AGRA (X,W,F,DW,RW,AK,N,NTYP,NT,T)
C DIMENSION X(30),Z(10),P(10),PN(10,10),CF(10),W(150),DW(150),
C F(150),CW(10),RW(150),QN(8,8),T(150)
C M=N+1
C
C MM= GRAD DES T-POLYNOMS
C
C MM=N-1
C
C SPEICHERUNG DER STUETZSTELLEN UND STUETZWERTE
C
C DO 1 I=1,N
C J=N+1
C Z(I)=X(I)
C X(J)=X(I)
C W(J)=W(I)
C F(J)=F(I)
C DO 2 I=1,N
C
C BERECHNUNG DES T-POLYNOMS VOM GRAD MM AN DER STUETZSTELLE X(I)
C
C CALL CNP(P,X(I),MM)
C
C SPEICHERUNG DER T-POLYNOME.
C QN = VARIABLE MATRIX, PN= SPEICHERMATRIX
C
C DO 2 K=1,N
C QN(K,I)=P(K)
C 2 PN(K,I)=P(K)
C DO 4 J=1,MM
C K=N-J
C
C PRUEFT, OB DIE LETZTE POLYNOMENTWICKLUNG VORGENOMMEN WIRD
C
C IF(K.EQ.2) GO TO 54
C
C BESTIMMT DIE REFERENZ, DEREN POLYNOMENTWICKLUNG VORGENOMMEN WERDEN
C SOLL
C
C GO TO (50,51,52,53,54),J
C 51 DO 23 I=2,K
C JK=I+1
C X(I)=Z(JK)
C F(I)=F(JK)
C W(I)=W(JK)
C 23 QN(K,I)=PN(K,JK)
C GO TO 61
C 52 X(2)=Z(3)
C X(3)=Z(5)
C X(4)=Z(6)
C F(2)=F(3)
C F(3)=F(5)
C F(4)=F(6)
C W(2)=W(3)
C W(3)=W(5)
C W(4)=W(6)

```

	ON(K,2)=PN(K,3)	1190
	ON(K,3)=PN(K,5)	1200
	ON(K,4)=PN(K,6)	1210
	GO TO 61	1220
53	X(2)=Z(4)	1230
	X(3)=Z(6)	1240
	F(2)=F(4)	1250
	F(3)=F(6)	1260
	W(2)=W(4)	1270
	W(3)=W(6)	1280
	ON(K,2)=PN(K,4)	1290
	ON(K,3)=PN(K,6)	1300
	GO TO 61	1310
54	X(2)=Z(N)	1320
	F(2)=F(N)	1330
	W(2)=W(N)	1340
	ON(K,2)=PN(K,N)	1350
	GO TO 61	1360
56	X(2)=Z(3)	1370
	F(2)=F(3)	1380
	W(2)=W(3)	1390
	ON(K,2)=PN(K,3)	1400
61	DO 62 I=1,K	1410
	KK=I+K	1420
62	X(KK)=X(I)	1430
50	AMW=0.	1440
	AML=0.	1450
	AMPN=0.	1460
	DO 6 I=1,K	1470
	JN= K-1	1480
C		1490
C	BERECHNUNG DES DENNERS DES STUETZKOEFFIZIENTEN AMDA	1500
C		1510
	AMD=1.	1520
	DO 60 JB=1,JD	1530
	JC=I+JB	1540
60	AMD=AMD*(X(I)-X(JC))	1550
	AMDA=1./AMD	1560
C		1570
C	AMW,AML = ZAEHLER DES HOECHSTKOEFFIZIENTEN FUER W UND F	1580
C	AMPN = DENNER DES HOECHSTKOEFFIZIENTEN	1590
C		1600
	AMW=AMW+AMDA*W(I)	1610
	AML=AML+AMDA*F(I)	1620
6	AMPN=AMPN+AMDA*QN(K,I)	1630
C		1640
C	CW,CF = HOECHSTKOEFFIZIENTEN FUER W UND F	1650
C		1660
	CW(K)=AMW/AMPN	1670
	CF(K)=AML/AMPN	1680
C		1690
C	BERECHNUNG DER PARTIALSUMME NAECHST NIEDRIGEREN GRADES	1700
C		1710
	DO 22 L=1,N	1720
	T=N+L	1730
	W(I)=W(I)-CW(K)*PN(K,L)	1740
	F(I)=F(I)-CF(K)*PN(K,L)	1750
	W(L)=W(I)	1760
22	F(L)=F(I)	1770
4	CONTINUE	1780
C		1790
C	MITTLUNG DES HOECHSTKOEFFIZIENTEN AUS DEN N WERTEN	1800
C		1810
	CW(I)=W(I)	1820
	CF(I)=F(I)	1830
	DO 10 I=2,N	1840
	CW(I)=CW(I)+W(I)	1850
10	CF(I)=CF(I)+F(I)	1860
	CW(I)=CW(I)/N	1870
	CF(I)=CF(I)/N	1880
C		1890
C	BERECHNUNG DER WERTE VON W UND F AN DEN IN T ENTHALTENEN STELLEN	1900
C		1910
	DO 29 J=1,NT	1920
	PF=0.	1930
	PW=0.	1940
	CALL CNP(P,T(J),MM)	1950
	DO 31 K=1,N	1960
	PF=PF+CF(K)*P(K)	1970
31	PW=PW+CW(K)*P(K)	1980
	F(J)=PF	1990
29	W(J)=PW	2000
C		2010
C	PRUEFT, OB ENTLOGARITHMIERUNG UND BERECHNUNG DER ABLEITUNG	2020
C	ERWUNSCHT IST.	2030
C		2040
	IF(NTYP.GT.1) GO TO 36	2050
C		2060
C	SUCHT DIE PASSENDE FORMEL FUER DIE BERECHNUNG DER 1. ABLEITUNG	2070
C	BERECHNUNG DER 1. ABLEITUNG	2080
C		2090
	GO TO {36,36,38,32,37,39},N	2100
38	DO 27 J=1,NT	2110
27	RW(J)=(CW(2)+4.*CW(3)*T(J))/AK	2120
	GO TO 41	2130
32	DO 21 J=1,NT	2140
21	RW(J)=(CW(2)-3.*CW(4)+4.*(CW(3)*T(J)+12.*CW(4)*T(J)**2)/AK	2150
	GO TO 41	2160
37	DO 26 J=1,NT	2170
26	RW(J)=(CW(2)-3.*CW(4)+4.*(CW(3)-4.*CW(5)*T(J)+12.*CW(4)*T(J)	2180
	1)**2+32.*CW(5)*T(J)**3)/AK	2190
	GO TO 41	2200
39	DO 34 J=1,NT	2210
34	RW(J)=(CW(2)-3.*CW(4)+{4.*CW(3)-16.*CW(5)*T(J)+12.*CW(4)-60.*CW(6)	2220
	1)*T(J)**2+32.*CW(5)*T(J)**3+80.*CW(6)*T(J)**4)/AK+5.*CW(6)/AK	2230
C		2240
C	ENTLOGARITHMIEREN UND BERECHNEN VON DW	2250
C		2260
		2270
41	DO 42 J=1,NT	2280
	F(J)=EXP(F(J))	2290
	W(J)=EXP(W(J))	2300
42	DW(J)=RW(J)*W(J)	2310
C		2320
C	GLEICHSETZUNG DES OUTPUTS VON X MIT SFINEM INPUT	2330
C		2340
36	DO 3 I=1,N	2350
3	X(I)=Z(I)	2360
	RETURN	2370
	END	

Tabelle 5

Eigenschaften der Interpolation und Regression bei ihrer Anwendung im Zusammenhang mit der Stichprobentechnik

Eigenschaft	Interpolation	Regression
Zahl der verwendeten Stichproben	klein	gross
Zahl der Pflanzen pro Stichprobe	gross	klein
Approximation der Wachstums- kurve	ungleichmässig	gleichmässig
Approximation der Ableitungen der Wachstumskurve	nahezu gleichmässig	gleichmässig
Kurvenform	willkürlich gewählt	weist keine Biegungen auf, die nicht statistisch erwiesen sind
systematischer Fehler, der auf schiefe Verteilungen zurückgeht	gering	nennenswert
Vereinbarkeit mit dem Planexperiment	gegeben	nicht gegeben

Tabelle 6

Approximation durch Interpolation und Regression im Zusammenhang mit dem Planexperiment

Eigenschaft	Interpolation	Regression
Zahl der verwendeten Stichproben	klein	gross
Zahl der Pflanzen pro Stichprobe	gross	klein
Approximation	gleichmässig	gleichmässig
Bindung der Approximation an ein mathematisches Modell	schwach	stark
systematischer Fehler, der auf schiefe Verteilung zurückgeht	gering	nennenswert
statistische Auswertung	einfach	kompliziert

Wir sind zum Schluss gekommen (s. 2.3.2.1.2), dass es zweckmässig ist, die Wachstumskurven nur für Teilbereiche der Vegetationsdauer zu definieren. Es bleibt nun noch zu klären, wie aus diesen Teilkurven eine zusammenhängende und stetige Kurve berechnet werden kann. Wählt man pro Definitionsbereich 4 Stützstellen, so kann innerhalb jedes Intervalls ein Wendepunkt auftreten. Mit 9 Stützstellen werden 6 Bereiche mit je 4 benachbarten Stützstellen definiert. $\log W(t)$ lässt sich so zwischen der 1. und 2. durch 1, zwischen der 2. und 3. durch 2 zwischen der 3. und 7. durch 3, zwischen der 7. und 8. durch 2 und zwischen der 8. und 9. durch 1 Stützpolynom annähern. Will man berücksichtigen, dass die Stützpolynome in ihrem mittleren Definitionsbereich am besten approximieren, so kann man ihnen Gewichte zuordnen, die z.B. den Kehrwerten der Abstände der Stelle t von der Mitte der Definitionsbereiche der Stützpolynome entsprechen. Auf diese Weise wird auch vermieden, dass an den Stützstellen Unstetigkeiten der angenäherten Ableitungen entstehen.

Die von uns durchgeführten Versuche sind im Hinblick auf Auswertung mit Handrechnemaschinen geplant worden. Die Möglichkeit der Benützung eines Computers IBM 360 eröffnete sich uns erst später. Um die Auswertung möglichst einfach zu gestalten, hatten wir uns bemüht die Probenentnahmen auf einzelne Zeitpunkte zu konzentrieren. Diese Art der Versuchsanlage verunmöglicht die Ausschaltung der Versuchsfehler, die sich aus der speziellen Wahl der Stützstellen ergeben. Den Resultaten unserer Versuche haften somit systematische Fehler an, die auf der Subjektivität des Ernterhythmus beruhen. Diesem Umstand haben wir bei der Diskussion der Ergebnisse Rechnung getragen. Unsere Versuchsanlagen unterscheiden sich von der oben geschilderten im weitem dadurch, dass teilweise (Vers. Nr. 5 und 6) zu wenige Stützstellen zur Verfügung standen. Dieser Umstand hat sich nachteilig auf die Genauigkeit der berechneten Wachstumskurven der Früchte ausgewirkt. Im folgenden wird geschildert, wie wir die Wachstumskurven aus der uns zur Verfügung stehenden Information bestimmten.

Aus Tabelle 2 ist ersichtlich, dass wir im kurzfristigsten Versuch 3, in den übrigen Versuchen 4 Ernten durchführten. Weitere Information stand uns in Form der Aussaattermine t_A und der Zahl der besetzten Saatstellen während der Keimung zur Verfügung. Aus Tabelle 7 ist ersichtlich, dass der Quotient Q_f selbst bei ausgeprägten Klimaunterschieden und dementsprechend unterschiedlichen Keimdauern auffällig konstant ist. Die Vermutung liegt nahe, dass sich neben der Keimzahl auch andere Wachstumsparameter in Abhängigkeit

der auf $(t_o - t_A)$ bezogenen Zeit weitgehend unabhängig von äussern Faktoren verändern. Um ein Bild des Verlaufs der uns interessierenden Grössen an jungen Keimlingen zu gewinnen, haben wir für Radies und Buschbohne je einen Versuch (Versuche Nr. 1 und 2 in Tabelle 2) durchgeführt. Die Radieschen wurden in der oben (s. 2.1.3.1) beschriebenen Weise im Abstand von 2,5 cm in 4 Terrinen, deren Fläche durch Holzleisten halbiert wurde, ausgesät und gepflegt. Täglich wurde für jede Terrinenhälfte die Prozentzahl n der wenigstens einfach besetzten Saatstellen protokolliert. Als im Mittel 65 % besetzt waren, wurden die 4 Terrinenhälften mit den grössten Keimzahlen dem Block 1, die übrigen 4 dem Block 2 zugeordnet. Aus der Regression zwischen n und t wurde für jeden Block t_e und t_o bestimmt. Am selben Tag, an dem die Leerstellen durch Keimlinge aus einer fünften Parzelle bepflanzt worden waren, wurden die Pflanzen einer zufällig ausgewählten Terrinenhälfte des Blocks 1 geerntet und in der oben (s. 2.2) beschriebenen Weise verarbeitet. Von den übrigen Pflanzen wurden an den folgenden Tagen je eine halbe Parzelle des Blocks 1 und 2 abgeerntet. Versuch Nr. 2 ist methodisch gleich, mit dem Unterschied, dass am ersten Tag aus einem Beet des Blocks 2 geerntet wurde, durchgeführt worden. Aus den in den Abb. 6 und 7 dargestellten Resultaten ist ersichtlich, dass erstens die Trockenmassen der einzelnen Organe zwischen den beiden Blöcken nur wenig differieren und zweitens die Regressionsgeraden ungefähr parallel verlaufen. Diesen beiden Eigenschaften haben wir dadurch Rechnung getragen, dass wir die Werte an den Stellen $Q_+(t) = 1,2$ und $Q_+(t) = 1,3$, die wir uns den Regressionsgeraden der vereinigten Daten aus Block 1 und 2 bestimmten, als Stützwerte der Wachstumskurven verwendeten. Um diese beiden indirekt bestimmten Anfangspunkte nicht übermässig zu bewerten, haben wir sie in geringerem Masse als die direkt bestimmten berücksichtigt. Aus Tabelle 8 liest man z.B., dass im Bereich über der 3. Stützstelle bloss der 2. Anfangspunkt und dieser nur in geringem Masse zur Interpolation beitrug.

Das Wachstum der Organe ist erst vom Moment t_b an definiert, zu dem sie messbare Ausmasse erreichen. Für die Stengel des Radieschens trat dieser Zeitpunkt frühestens an der 3. Stützstelle, für Früchte noch später ein. Um Unstetigkeiten an der Stelle t_b zu vermeiden, war es notwendig den Wachstumsverlauf im Intervall $t_o \leq t \leq t_b$ festzulegen. Der Extrapolation legten wir den Stützwert und die Steigung der Kurve an der Stelle t_b , sowie einen Wert an der Stelle t_o so zu Grunde, dass sich eine mit der Zeit abnehmende relative Wachstumsrate ergab. Die durch Extrapolation bestimmten Kurvenabschnitte sind in den Abbildungen durch dünne Linien dargestellt.

Tabelle 7

$$Q_t = \frac{t_e - t_A}{t_o - t_A}$$
 bei verschiedenen Versuchsbedingungen.

t_A = Aussaattermin. t_e = Zeitpunkt, zu dem der erste Keimling einer Parzelle grüne Blätter entfaltet hat. t_o = Zeitpunkt, zu dem 80 % der Saatstellen durch wenigstens einen Keimling besetzt waren.

Versuch	t_A Datum	$t_e - t_A$ Tage	$t_o - t_A$ Tage	Q_t Tage/Tage	Ort
Vorversuch	18. 2.65	7 $\frac{1}{2}$	11	0,682	Gewächshaus
Nr. 3	12. 4.65	3 $\frac{1}{3}$	5	0,667	Gewächshaus
Nr. 4	11. 6.65	2 $\frac{3}{4}$	4 $\frac{1}{6}$	0,660	Gewächshaus
Nr. 5	12. 5.66	5	8	0,625	Freiland
Kontrollversuch	6. 1.67	10	16	0,625	Gewächshaus
Nr.1, Block 1	24.11.67	5 $\frac{7}{24}$	7 $\frac{17}{24}$	0,686	Gewächshaus
Nr.2, Block 2	24.11.67	5 $\frac{19}{24}$	8 $\frac{10}{24}$	0,638	Gewächshaus
Mittel für Radies				0,655 $\pm$ 0,026	
Nr. 6	8. 6.66	7	10	0,7	Freiland
Nr.2, Block 1	12. 6.67	7 $\frac{1}{3}$	10 $\frac{7}{48}$	0,72	Freiland
Nr.2, Block 2	12. 6.67	7	9 $\frac{5}{12}$	0,74	Freiland
Mittel für Buschbohne				0,72 $\pm$ 0,02	

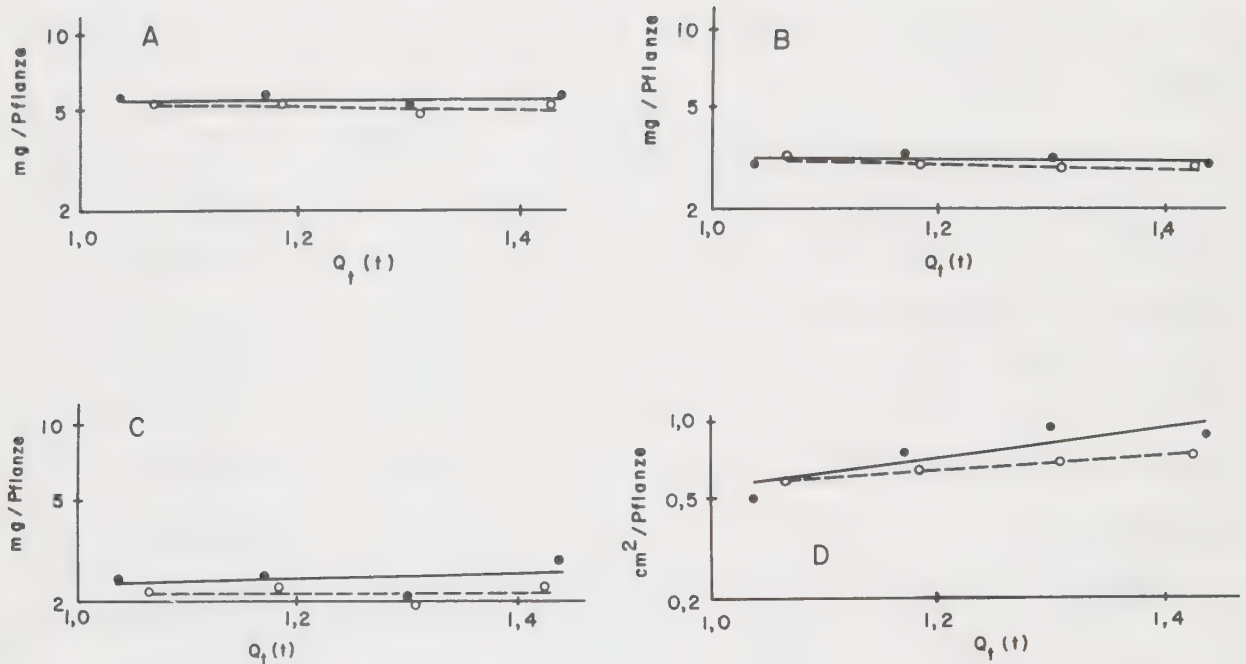


Abb. 6 Verlauf der im Versuch Nr. 1 bestimmten Wachstumsparameter der Keimlinge des Radieschens in Abhängigkeit von $Q_t(t) = (t - t_A) / (t_o - t_A)$. t_o und t_A wie in Tab. 7.

- A: Verlauf der Trockenmasse der ganzen Pflanze,
 B: der Kotyledonen,
 C: der Wurzel + Hypokotyl.
 D: Verlauf der Blattfläche.

ausgezogen: Regressionsgerade für die Werte aus Block 1

gestrichelt: Regressionsgerade für die Werte aus Block 2

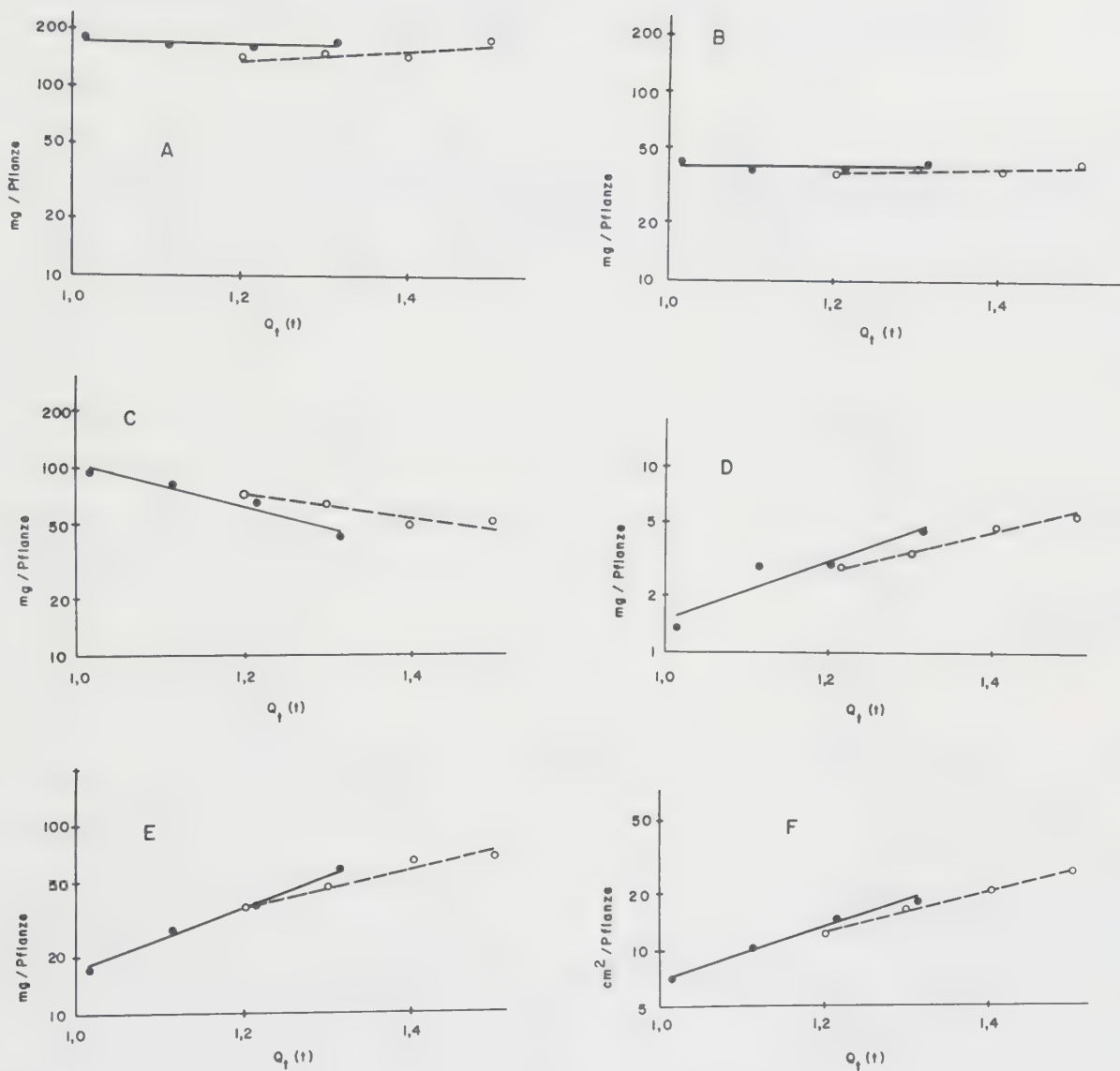


Abb. 7

Verlauf der im Versuch Nr. 2 bestimmten Wachstumsparameter der Keimlinge der Buschbohne in Abhängigkeit von $Q_t(t)$. Definition von $Q_t(t)$ wie in Abb. 6.

A: Verlauf der Trockenmasse der ganzen Pflanze,

B: der Wurzel,

C: der Stengel + Kotyledonen,

D: der Blattstiele der Primärblätter,

E: der Spreiten der Primärblätter,

F: Verlauf der halben grünen Oberfläche der Pflanze.

ausgezogen: Regressionsgerade für die Werte aus Block 1

gestrichelt: Regressionsgerade für die Werte aus Block 2

Tabelle 8 Art der Berücksichtigung der Stützwerte für die Bestimmung der Wachstumskurven.

Die Stützstellen sind nach aufsteigenden Werten numeriert. Die beiden Schätzungen für eine Stelle t innerhalb des Intervalls benachbarter Stützstellen t_i und t_{i+1} wurden nach Gewichten berücksichtigt. Für die erste Schätzung wählten wir das Gewicht $G_1 = (t_{i+1} - t) / (t_{i+1} - t_i)$, für die zweite Schätzung $G_2 = (t - t_i) / (t_{i+1} - t_i)$.

Totalzahl verfügbarer Stützstellen	Intervall zwischen den Stützstellen mit den Nummern	Nummern der Stützstellen der für die Interpolation verwendeten Stützpolynome	
		1. Schätzung	2. Schätzung
5 (Vers. 3)	1 und 2	1 bis 4	-
	2 und 3	1 bis 4	2 bis 5
	3 und 4	2 bis 5	-
	4 und 5	2 bis 5	3 bis 5
6 (Vers. 4,5,6)	1 und 2	1 bis 4	-
	2 und 3	1 bis 4	2 bis 5
	3 und 4	2 bis 5	3 bis 6
	4 und 5	3 bis 6	-
	5 und 6	3 bis 6	4 bis 6

2.3.2.2 Ausgleichungen

Das Trockengewicht W der ganzen Pflanze und seine Veränderung dW lässt sich direkt oder durch Summation der Werte W_i bzw. dW_i der einzelnen Organe bestimmen. Im allgemeinen unterscheiden sich die beiden Resultate voneinander und geben den wahren Wert mit unterschiedlicher Genauigkeit wieder. Aus einer Analyse der Varianzen der dW_i und dW ergab sich, dass ihre Genauigkeiten im Mittel umgekehrt proportional zu ihren Trockenmassen waren. Unter Berücksichtigung dieses Umstands bei der Formulierung der Fehlergleichungen ergab sich durch Auflösung nach der Methode der kleinsten Quadrate (s. Stiefel, 1965) für die Korrektur Δx_i von dW_i der einfache Zusammenhang

$$\Delta x_i = z \cdot W_i^2.$$

z ist für jedes Organ gleich und beträgt

$$z = \frac{dW - \sum_{i=1}^n dW_i}{\sum_{i=1}^n W_i^2 + W^2} \quad . \quad n = \text{Zahl der Pflanzenteile}$$

Das ausgeglichene dW ergibt sich als Summe der korrigierten dW_i. Da für die Interpolation der Wachstumskurven die Logarithmen verwendet wurden, ist zu erwarten, dass ihre Varianzen ungefähr gleich sind. In diesem Fall ergibt sich für alle Log W_i die gleiche Korrektur; diese unterscheidet sich von der von Log W im Vorzeichen.

Die Ausgleichungen haben einen beachtlichen Beitrag zur Steigerung der Genauigkeit der berechneten Assimilattransporte und der Nettoassimilationsrate gebracht. Die von uns berechneten Werte für E sind deshalb genauer als solche, die bei sonst gleicher Versuchsanlage ohne Aufteilung der Pflanze in die Organe erhalten werden.

2.3.2.3 Zusammenfassung

Eine direkte Methode zur Berechnung von Wachstumskurven aus wenigen Messwerten ist diskutiert worden. Sie ermöglicht es, für jeden beliebigen Entwicklungszeitpunkt den Kurvenwert und die Ableitungen in einfacher Weise zu bestimmen. Diese Eigenschaften prädestinieren die Methode zur Anwendung im Einklang mit dem Planexperiment. Dadurch wird die Bestimmung eines Kurvenverlaufs ermöglicht, der wenig abhängig von mathematischen Voraussetzungen ist und dessen Abweichungen von der wahren Kurve Teil des Versuchsfehlers werden. Die Vorteile der Methode gegenüber der Bestimmung durch Regression sind dargelegt worden.

3 ERGEBNISSE

3.1 EINLEITUNG

Wir haben uns bemüht, die Ergebnisse in übersichtlicher Form darzulegen. Die wichtigsten Zusammenhänge sind in Graphiken, untergeordnete in Tabellen dargestellt. Die Abbildungen bzw. Tabellen folgen sich in der dem Inhaltsverzeichnis entsprechenden Reihenfolge. Diese entspricht einer Hierarchie nach der Bedeutung der Zusammenhänge für unsere Untersuchungen und läuft parallel zur statistischen Relevanz mit der sie bestimmt sind.

Unter 3.2. (Abb. 8 - 25) gelangen Regressionen zur Darstellung, die direkt aus den Varianzanalysen folgen. Die Entwicklungszeitpunkte, für die sie durchgeführt wurden, sind durch Nummern gekennzeichnet, die für 1 - 4 mit denen der Ernten übereinstimmen. Die Stelle Nr. 0 liegt 7 Tage unter dem Zeitpunkt der 1. Ernte.

Der Unterschied, der unter 3.3.1. (Abb. 26 - 33) dargestellten Zusammenhänge bei verschiedenen Bedingungen ist nur an den Stellen der Varianzanalyse statistisch geprüft worden. Da die ersten beiden Stützpunkte aus einem besonderen Versuch übernommen werden mussten (s. 2.3.1.3) und nahe zusammenliegen, ist der Kurvenverlauf bis zum 1. Erntezeitpunkt unsicher. Die Unsicherheit des Verlaufs der Assimilatströme in diesem Bereich wird noch gesteigert dadurch, dass sie während der Zellteilungsperiode ungenau bestimmt sind (s. 2.3.1.). Im weiteren muss man beachten, dass der Verlauf der Kurven gegen die Enden des Untersuchungsbereichs nur von einer Seite her bestimmt wird, somit ist auch der Verlauf unterhalb der obersten Stützstelle verhältnismässig unsicher, vor allem, wenn dieser weit über der zweitobersten liegt (Versuch Nr. 5 und 6). Aus diesen Gründen müssen bei der Deutung dem Verlauf zwischen der 1. und zweitobersten (= n-ten) Stützstelle und den Zusammenhängen am 1. bis n-ten Erntezeitpunkt grössere Bedeutung beigemessen werden als dem Verlauf unter- und oberhalb und den Zusammenhängen an den Stellen Nr. 0 und n+1 der Varianzanalyse.

Im letzten Abschnitt (3.3.2, Abb. 34 - 44) kommt der zeitliche Verlauf von Wachstumsgrössen, deren Beeinflussung durch die Umweltbedingungen nicht statistisch untersucht wurde, zur Darstellung.

Um ein richtiges Bild der Grössenverhältnisse zu vermitteln, haben wir für die Zeit auf allen Abbildungen die gleiche absolute Länge gewählt. Durch die Zuordnung günstiger

Längen für die Einheiten der unabhängigen Variablen (stets als Abszisse) können ihre Wirkungen auf die abhängigen leicht verglichen werden. Aus Tabelle 9 entnimmt man, dass dem Unterschied im $\log_e$ des Pflanzenabstands zwischen der untersten und obersten Stufe der Versuche Nr. 4 und 5 und dem zwischen der Lichtsumme von 0 und 100 % als auch dem Unterschied im $\log_e$ zwischen der untersten und obersten Stufe der Versuche Nr. 3 und 6 und dem zwischen "nicht Unterdrücken der Fruchtbildung" und "Unterdrücken der Fruchtbildung" im Vergleich zu den abhängigen Variablen gleiche Längen zugeordnet wurden. Im weitem entnimmt man der Tabelle z.B., dass das Verhältnis q zwischen dem Logarithmus des Pflanzenabstands und den Assimilatströmen und E in allen Abbildungen konstant gehalten ist, dass aber der E der Buschbohne im Vergleich zu der des Radieschens in den Darstellungen in Funktion der Zeit eine 2,5 mal grössere Länge zugeordnet wurde. Das war notwendig, um die Schwankungen der bei der Buschbohne kleinern E hervorzuheben.

Für den Assimilatstrom in ein Organ des Sinks wählten wir das positive, für den aus einem der Quelle das negative Vorzeichen. Da die Quelle der Radieschenpflanzen, die nicht in Seneszenz begriffen sind, nur die Blätter umfasst, erhalten die Transporte in die übrigen Organe das gleiche Vorzeichen wie E solange diese positiv ist. Um auch den spiegelbildlichen Verlauf des Transports aus der Quelle bequem mit denen in den Sink und mit E vergleichen zu können, stellten wir für die Blätter des Radieschens und die Spreiten der Buschbohne den Transport aus dem Organ dar.

Die Assimilationsfläche haben wir nicht wie üblich durch die Blattfläche, sondern durch die halbe grüne Oberfläche L der Pflanze ausgedrückt. Das bedeutet, dass die von uns für E berechneten Werte kleiner sind als bei üblicher Definition. Aus Tabelle 10 liest man, dass der Unterschied während den beiden ersten Monaten der Entwicklung für das Radieschen unwesentlich ist und für die Buschbohne einen konstanten Prozentsatz ausmacht.

Die Trockengewichte und Assimilationsflächen der Pflanzen haben wir logarithmisch aufgetragen. Die derart transformierten Werte unterscheiden sich von den auf die Bodenfläche bezogenen durch eine additive Konstante. Die Kurven können deshalb bequem zum Vergleich des Flächenertrags und der Bodenbedeckung bei den logarithmisch variierten Pflanzenabständen herangezogen werden.

Tabelle 9 $\text{Verhältnis } q = \frac{\text{Länge der Einheit der Ordinate}}{\text{Länge der Einheit der Abszisse}}$ in den Darstellungen (Abb. 8-44) der resultierenden Zusammenhänge.

E = Nettoassimilationsrate, L = halbe grüne Oberfläche, F = Bodenfläche,
A = Pflanzenabstand, W = Trockenmasse, U = Unterdrückung der Fruchtbildung.

Ordinate		Abszisse				q	
Variable	Einheit	Variable	Einheit	Versuch Nr.			
E	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	Zeit	Tage	3	4	5	6
spez. Assimilatstrom	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	Zeit	Tage	4	4	4	10
Produktivität	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	Zeit	Tage	2,5	4	4	10
rel. Assimilatstrom	%	Zeit	Tage	4	2,5	2	2
$\log_e(W)$	1	Zeit	Tage	4	4	-	-
$\log_e(L/F)$	1	Zeit	Tage	5	5	5	5
E	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	Zeit	Tage	5	5	5	5
spez. Assimilatstrom	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	$\log_e(A)$	$\log_e(9)$	0,1	0,1	0,1	0,1
E	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	$\log_e(A)$	$\log_e(9)$	0,1	0,1	0,1	0,1
spez. Assimilatstrom	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	Lichtsumme	%	10	10	10	10
E	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	Lichtsumme	%	10	10	10	10
spez. Assimilatstrom	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	U	+/-	-	-	-	$\frac{\log(9)}{10 \cdot \log(4)}$
E	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$	U	+/-	-	-	-	$\frac{\log(9)}{10 \cdot \log(4)}$

Tabelle 10 Anteil der Blattfläche an der halben grünen Oberfläche der Pflanze. Die Blattfläche umfasst beim Radieschen die halbe Oberfläche der Blattspreite samt Blattstiel, bei der Buschbohne nur die der Spreite. Resultate aus den Versuchen Nr. 5 und 6, volles Licht.

t - t _o Tage	Radieschen Pflanzenabstand			Buschbohne Unterdrückung der Fruchtbildung	
	2 cm	6 cm	18 cm	nein	ja
	%	%	%	%	%
10	99	99	99	87	
20	99	99	99	88	
30	98	99	99	87	
40	96	98	99	88	
50	92	94	98	88	88
60	86	87	95	87	88
70	77	76	90	71	88
80	66	63	82	42	88
90	57	52	72	40	88
100	49	44	61	65	88
110	43	40	51		
120	40	40	44		

Der durch $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ ausgedrückten E entspricht eine zahlenmässig gleich grosse durchschnittliche CO_2 -Aufnahme in $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, wenn die Tageslänge 14 Stunden beträgt, Assimilate mit der Zusammensetzung $[\text{CH}_2\text{O}]$ gebildet werden und der Aschenanteil 5 % beträgt.

3.2 WIRKUNGEN DER KUNSTLICH VARIierten FAKTOREN AUF DIE NETTOASSIMILATIONSRATE UND SPEZIFISCHEN ASSIMILATSTROEME

3.2.1 Wirkungen der Faktoren, die nicht mit einem Eingriff an der Pflanze verbunden sind

3.2.1.1 Wirkungen der Nährstoffgaben

Von den drei von uns untersuchten Faktoren hatte das Licht und der Pflanzenabstand eine starke Wirkung auf die E und die Assimilattransporte des Radieschens. Eindeutig ohne Einfluss auf sein Wachstum waren die Nährstoffgaben. Weder die Düngung mit N allein, noch die kombinierte mit N + K + P + Ca und Mg beeinflusste die E oder die Assimilatverteilung in der Pflanze. Die durch die Nährstoffgaben verursachten Varianzen der E und der Assimilattransporte in alle Organe waren zu allen Entwicklungszeitpunkten kleiner als die durch die Lage im Gewächshaus bewirkten. Offenbar vermochte der humusreiche Versuchsboden, dank seinem hohen Sorptionsvermögen, sowohl gedüngt als auch ungedüngt die Pflanze optimal mit den wichtigsten Nährstoffen zu versorgen. Dieser Befund lässt den Schluss zu, dass auch im Versuch Nr. 5, der auf Boden gleicher Herkunft durchgeführt wurde, keine Beeinträchtigung der Resultate durch Mangel oder Ueberschuss der genannten Elemente eintrat. Mangelkrankheiten waren nie, auch bei der Buschbohne nicht, zu beobachten.

3.2.1.2 Wirkungen des Pflanzenabstands

Aus den Abbildungen 8 - 15 liest man, dass die E und die Assimilatströme in alle Organe des Radieschens im wesentlichen proportional zum Logarithmus des Pflanzenabstands zunehmen. Die quadratische Komponente hat geringes Gewicht; in jungen Beständen ist sie negativ und nimmt mit dem Eintreten der Knollenbildung umgekehrtes Vorzeichen an. Auffällig ist die Parallelität zwischen dem totalen Assimilatstrom und E in den Abb. 8 und 9. Offenbar wird die Differenz zwischen E und dem totalen Assimilatstrom, die die Verwendung der Assimilate in der Quelle ausdrückt, unter Gewächshausbedingungen durch den Pflanzenabstand nicht oder nur wenig beeinflusst. Im Freiland ist die Erscheinung

wenig ausgeprägt (s. Tabelle 11); der Assimilatstrom aus den Blättern wird aber auch hier viel stärker beeinflusst.

Die Wirkung des Pflanzenabstands hängt sehr stark vom Entwicklungszustand der Pflanze ab. Ihr maximales Ausmass erreicht sie während der Periode des Knollenwachstums. Zu diesem Zeitpunkt bewirkt eine Verdoppelung des Pflanzenabstands eine Zunahme der E um $2,8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ und des totalen Assimilatstroms um $2,1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$. Für eine Verdreifachung betragen die Werte $4,4$ und $3,3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$.

Aus den Abb. 10 - 15 entnimmt man, dass durch Verringerung der Lichtsumme lediglich das Ausmass der Wirkungen des Pflanzenabstands erniedrigt, nicht aber ihre Art verändert wird.

Im Gegensatz zum Radieschen wirkt sich der Pflanzenabstand auf die Assimilatverteilung und die E der Buschbohne nur wenig und bei jungen Pflanzen gegenteilig aus: der Assimilatstrom aus ihren Blättern nimmt mit zunehmender Pflanzendichte zu. Da auch der Transport in die Wurzeln in gleicher (zwar statistisch nicht gesicherter) Weise gefördert wurde, erscheint es wahrscheinlich, dass bei geringem Pflanzenabstand die Durchdringung des Bodens durch Förderung der Symbiose mit *Rhizobium* erleichtert und als Folge davon die Nährstoff- und Wasseraufnahme gesteigert wird. Die Förderung des Assimilattransports aus den Blättern kann somit durch den erhöhten Assimilatbedarf der Wurzeln erklärt werden. Die E junger Bohnenpflanzen scheint durch den Pflanzenabstand nicht beeinflusst zu werden, mit zunehmender Entwicklung tritt bei kleinem Pflanzenabstand eine wohl als Folge gegenseitiger Beschattung reduzierte E auf. Aus der Steigung der Regressionsgeraden liest man, dass die E der Bohnenpflanzen entwickelter Bestände durch die Verdoppelung des Pflanzenabstandes um $0,7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ zunimmt, wenn die Fruchtbildung nicht und um $1,1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$, wenn sie unterdrückt wird. Der Assimilatstrom in die Organe, insbesondere auch in die Früchte, wird durch den Pflanzenabstand meistens nicht beeinflusst. Eine leichte Wirkung scheint durch die Unterdrückung der Fruchtbildung induziert zu werden, sind doch leichte Steigerungen der Assimilatströme in die Stengel und Wurzeln und aus den Blättern mit zunehmendem Pflanzenabstand zu beobachten.

Tabelle 11 Spezifisches Wachstum der Quelle bei verschiedenen Pflanzenabständen und Lichtsummen zu den drei ersten Erntezeitpunkten ($t - t_0 = 19, 43$ und 71 Tage) des Versuchs Nr. 6, ausgedrückt in g Trockenmasse pro m^2 Assimilationsfläche und Tag.

Erntezeitpunkt Nr.	Pflanzenabstand cm	Lichtsumme %			
		16,4	29,5	100	Mittel
1	2	2,3	2,6	4,1	3,0
	6	3,3	3,5	6,1	4,3
	18	2,7	3,5	6,3	4,2
	Mittel	2,8	3,2	5,5	3,8
2	2	1,2	1,3	1,4	1,3
	6	1,8	2,1	2,3	2,1
	18	2,5	3,9	4,6	3,7
	Mittel	1,8	2,4	2,8	2,3
3	2	1,0	1,0	1,7	1,2
	6	0,9	0,9	1,8	1,2
	18	1,5	1,6	2,0	1,7
	Mittel	1,2	1,2	1,8	1,4
Mittel	2	1,5	1,6	2,4	1,8
	6	2,0	2,2	3,4	2,5
	18	2,2	3,0	4,3	3,2
	Mittel	1,9	2,2	3,3	2,5

3.2.1.3 Wirkungen der Lichtsumme

Die Lichtsumme wirkt in einer dem Logarithmus des Pflanzenabstands analogen Weise. Erstens werden die Assimilatströme und E proportional zur Lichtsumme gesteigert und zweitens fallen die Maxima der Wirkungen der beiden Umweltfaktoren zeitlich zusammen. Im Unterschied zum Pflanzenabstand treten nie Kurven mit negativer Krümmung auf; die Tendenz zu zunehmender Steigung ist in allen Entwicklungsstadien zu beobachten und lässt sich in einzelnen Fällen statistisch untermauern. Die Lichtsumme wirkt sich schon auf junge Pflanzen aus und beeinflusst die Assimilatströme relativ zu ihrem geringen Wert bei 16,4 % stärker als die E . Eigentümlicherweise wird der totale Assimilatstrom und in geringerem Masse die E von jungen Pflanzen in mittlerem Abstand durch die Lichtintensität am meisten gesteigert. Offenbar werden die Pflanzen junger Populationen, im Gegensatz zu denen entwickelter Bestände, durch die beiden Umweltfaktoren in höchster Stufe nicht kumulativ beeinflusst.

Etwas überraschend ist die Tatsache, dass die verlängerten Regressionsgeraden der E die Ordinatenachse über dem 0-Punkt schneiden. Da die Werte für 16,4 % zwischen den einzelnen Stellen der Varianzanalyse wenig variieren, wird die Lage des Schnittpunkts vorwiegend durch die Steigung der Geraden bestimmt und liegt dementsprechend an der Stelle Nr. 2 für maximalen Pflanzenabstand am tiefsten und fällt fast mit dem Ursprung zusammen. In diesem Fall ist die E pro Lichtsumme (annähernd) konstant. Aus Tabelle 12 errechnet sich die Assimilationsfläche/Bodenfläche für die drei Stufen der Lichtsumme zu 0,2, 0,4 und 0,8. Diese kleinen Indizes lassen erwarten, dass die den Assimilationsflächen in ihrer Horizontalebene zu Verfügung stehende tägliche Lichtsumme wenig unter der über dem Pflanzenbestand liegt.

Aus Tabelle 11 entnimmt man, dass das spezifische Wachstum der Quelle junger Pflanzen proportional zur Lichtsumme zunimmt, dass aber der Einfluss auf Pflanzen entwickelter Bestände, verglichen mit dem Assimilattransport in die Knolle, gering ist.

Die starke Steigerung des Assimilattransports aus der Knolle mit zunehmender Lichtsumme an der Stelle Nr. 4 ist wenigstens teilweise scheinbarer Natur. Gegen Ende der Vegetationsperiode hatte sich (s. Tabelle 12) infolge stärkerer Knollenproduktion und Rückbildung des Assimilationsapparats bei voller Lichtsumme ein 6 mal grösseres Verhältnis Knollengewicht/Assimilationsfläche ausgebildet als bei 29,5 %. Die durch Infekte verursachten Abbauvorgänge der Knolle und ihre Atmungsverluste hatten sich deshalb bei voller Lichtsumme besonders stark ausgewirkt.

3.2.2 Wirkungen der Unterdrückung der Fruchtbildung

Die Art der Wirkung der Unterdrückung der Fruchtbildung kommt auf beiden Darstellungen der Abb. 25 augenfällig zum Ausdruck: der künstlich induzierten Abnahme des Transports in die Früchte steht ein gesteigertes Wachstum der Quelle (= Differenz zwischen E und dem totalen Transport) und eine Zunahme des Transports in alle übrigen Organe entgegen. Diese kann sich aber nur ausgleichend auswirken, wenn damit eine Zunahme des Assimilatstroms in den Sink verbunden ist. Dieser umfasste an der Stelle Nr. 4 nur die Früchte. Da einzig der Transport in die Blattspreiten so stark gesteigert wurde, dass ein Strom in sie resultierte, ergab sich trotz der Zunahme des Transports in alle Organe ein geringes Sink. An der Stelle Nr. 3 beteiligten sich ausser den Blattspreiten alle Organe am Sink, so dass sich hier ihre gesteigerte Assimilatversorgung in einer Zunahme des totalen Assimilatstroms auswirken konnte. Diese macht aber nur einen Bruchteil der Wirkung der Unterdrückung der Fruchtbildung aus.

Entsprechend der Steigerung des spezifischen Wachstums der Quelle durch die Unterdrückung der Fruchtbildung ist die durch sie induzierte Abnahme der E geringer als die des totalen spezifischen Assimilatstroms. Der Wert für E ist ungefähr 6 mal grösser als die Abnahme, die durch Reduktion des Pflanzenabstands auf die Hälfte bewirkt wird. Der Vergleich der Beeinflussung des totalen Assimilatstroms des Radieschen durch den Pflanzernabstand mit dem Einfluss der Unterdrückung der Fruchtbildung zeigt, dass dieser nicht ganz so gross ist wie die maximale Wirkung der Reduktion des Pflanzenabstands auf einen Drittel.

3.3 ABHAENGIGKEITEN VON DER ENTWICKLUNGSZEIT

3.3.1 Zeitlicher Verlauf der statistisch untersuchten Wachstumsgrößen

3.3.1.1 Zeitlicher Verlauf der Nettoassimilationsrate und der spezifischen Assimilatströme

Das charakteristische Merkmal im zeitlichen Verlauf der E des Radieschens sind die beiden wenigstens angedeuteten Gipfel im Bereich der ersten 50 Tage der Entwicklung. Diese Beobachtung legt es nahe, den Verlauf der E durch die Summe zweier Funktionen mit je einem Maximum, das mit einem der beiden Gipfel zusammenfällt, darzustellen. Die Abb. 28 - 30 zeigen, dass der totale spezifische Assimilatstrom, der aus den Blättern und der in die Knolle einen guten Ansatz für die Funktion mit dem Maximum an der zweiten Stelle geben. Die Abb. 30 und in beschränktem Masse die Abb. 29 (wenige Stützstellen für den Verlauf der Wachstumskurve der Stengel!) können zur Klärung der Frage herangezogen werden, welche der 3 Assimilatströme den günstigsten Ansatz für diese Funktion liefern kann. Es zeigt sich, dass sich bei starker Belichtung der Blätter (Versuch Nr. 5, volle Lichtsumme, Versuch Nr. 4, Pflanzenabstand 6 cm), die mit einer raschen Entwicklung des Stengelsystems korreliert ist, das einfachste Bild ergibt, wenn dafür der Strom aus den Blättern gewählt wird. In diesem Fall ergibt sich für das spezifische Wachstum der Quelle im Bereich zwischen maximalem spezifischem Assimilatstrom in die Knolle und rund dem 95. Tag der Entwicklung ein annähernd konstanter Wert. Bei reduzierter Lichtsumme (Versuch Nr. 5, Versuch Nr. 4, Pflanzenabstand 2 cm) ist die Periode des Stengelwachstums verlängert und zwischen der E und dem spezifischen Assimilatstrom in die Knolle besteht im allgemeinen eine bessere Parallelität als mit dem aus den Blättern. Der Transport in die Stengel trägt anscheinend nur dann zur Parallelität zwischen E und dem Assimilattransport bei, wenn seine Intensität gross ist und er sich über eine kurze Zeitspanne erstreckt. Der Transport in die Früchte nimmt einen zu E gegenteiligen Verlauf.

Etwas überraschend ist die Verspätung von rund zwei Wochen mit der im Freiland der maximale Assimilattransport in die Knolle erreicht wird.

Der zeitliche Verlauf der E und der Assimilatströme der Buschbohne ist in Abb. 31 dargestellt. Es zeigt sich, dass die unter 3.2.2 angeführten Steigerungen des Assimilattransports

in die Stengel, Blattstiele und Wurzeln durch die Unterdrückung der Fruchtbildung auch für die Bereiche zwischen den Erntezeitpunkten zutreffen. Die Steigerung besitzt für die Blattstiele ein Maximum ungefähr an der Stelle der 3. Ernte, für die Stengel nimmt sie bis ans Ende der Versuchsperiode zu. Der Assimilatstrom in die Blattspreiten kam erst zustande, nachdem die Pflanze während einigen Tagen eine negative E aufgewiesen hatte.

Die E der Buschbohne weist im Mittel ungefähr den Wert des Radieschens bei 30 % der vollen Lichtsumme und einem Pflanzenabstand von 6 cm auf. Der Unterschied zwischen dem grössten und kleinsten Wert ist bei der Buschbohne ungefähr doppelt so gross wie beim Radieschen unter den genannten Bedingungen. Im Unterschied zum Radieschen weist die E der Buschbohne 3 Maxima statt 2 wie jenes auf; die Nettoassimilationsraten der beiden Pflanzen verlaufen aber ähnlich, wenn die Bildung der Bohnenfrüchte unterdrückt wird. Das erste Maximum tritt wiederum unabhängig von den Transporten ein, das zweite fällt zeitlich annähernd mit dem maximalen Assimilatstrom in die Wurzeln und Stengel zusammen. Zwischen dem 50. und 80. Tag verläuft die E ungefähr parallel zum Assimilattransport in die Früchte; dieser erreicht aber im Gegensatz zu jener ein zweites Maximum am Ende der Untersuchungsperiode. Anscheinend läuft der Assimilattransport in zwei Abschnitten ab, die möglicherweise mit dem Wachstum der Fruchtwand und der Samen zusammenfallen. Der Assimilattransport aus den Blättern (auch der aus den Blattspreiten) stimmt im Bereich, der den 2. und 3. Gipfel der E einschliesst, im wesentlichen mit der Summe der Transporte in die Wurzel + Stengel + Früchte überein und verläuft in diesem Bereich parallel zur E.

Den Verlauf des totalen spezifischen Assimilatstroms haben wir nicht dargestellt; er lässt sich jedoch leicht aus den vorgelegten Kurven konstruieren. Da die Quelle bis zum 59. Tag allein die Blattspreiten und der Sink vom 75. Tage an nur die Früchte umfasste, stimmt der totale Transport nur zwischen dem 59. und 75. Tag nicht mit einem der vorgelegten Kurven überein. In diesem Zwischenbereich liegt er sowohl über dem Transport aus den Blattspreiten als auch über dem in die Früchte. Die Differenz gegenüber dem spezifischen Assimilatstrom aus den Blattspreiten betrug am 67. Tag $0,15 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}$.

Zwischen dem Transport aus den Blattspreiten und den Transporten in die übrigen Organe bei Unterdrückung der Fruchtbildung und der E besteht nicht Parallelität aber insofern Ähnlichkeit als sie alle vom Moment der 2. Ernte an abnehmen.

Die Beobachtung, dass die Früchte der Buschbohne während der Fruchtbildung den einzigen Sink darstellen, steht in vollem Einklang mit den Ergebnissen von Wanner und Bachofen (1961), die sie mit Hilfe radioaktiver Markierung erzielten.

3.3.1.2 Zeitlicher Verlauf der relativen Assimilatströme des Radieschens

Entsprechend der Abnahme der Assimilationsfläche pro produzierter Trockenmasse (s. 2.3.1.5, Tab. 4) nimmt das Verhältnis relativer Assimilatstrom über spezifischen Assimilatstrom im Laufe der Zeit ab und bewirkt u.a. ein gegenüber den spezifischen Assimilatströmen verfrühtes Maximum der relativen. Die Verschiebung macht für den Assimilatstrom in die Knolle 2 Tage aus.

Aus den Abb. 32 und 33 entnimmt man, dass innerhalb eines Tages eine Assimilatmenge bis zu $1/8$ des Eigengewichts der Pflanze transloziert wird.

Die relativen Assimilatströme lassen sich quantitativ mit den relativen Wachstumsraten vergleichen. Diese stellen die Ableitung an die logarithmisch dargestellten Wachstumskurven dar und können aus den Abb. 34 und 35 herausgelesen werden. Man findet, dass der totale relative Assimilattransport bis über 50 % der maximalen relativen Wachstumsrate ausmachen kann.

3.3.2 Zeitlicher Verlauf von Wachstumsgrößen, die nicht statistisch untersucht wurden

3.3.2.1 Zeitlicher Verlauf des Ertrags an Trockenmasse

Der Ertrag stellt die Arbeit der Pflanze dar. Um ihre Bedeutung abzuschätzen, müssen die Bedingungen, unter denen sie geleistet wurde, genannt werden. In den vorangehenden Abschnitten haben wir die pro Zeit und Assimilationsfläche geleistete Arbeit, die "Blattleistung" E , beschrieben. Im vorliegenden Abschnitt werden die im Laufe der Zeit (Abb. 34 - 36) oder zu den Erntezeitpunkten (Tabelle 12) bei den von uns gewählten Stufen der künstlich variierten Faktoren eintretenden Erträge pro Pflanze wiedergegeben. Aus ihnen lässt sich leicht auf die pro Bodenfläche (= Produktion) schliessen, weil alle unsere Ergebnisse bei einem bestimmten Pflanzenabstand erzielt wurden. Aus Abb. 34 z.B.

liest man, dass eine Verdoppelung des Pflanzenabstands, also eine Vervierfachung der Bodenfläche pro Pflanze, im Versuch Nr. 3 sowohl von 3 auf 6 als auch von 6 auf 12 cm eine Abnahme der Produktion während der ganzen Versuchsdauer von 30 Tagen ergab. Die Abnahme ist zwischen 3 und 6 cm und für die Knollen geringer und nimmt mit der Zeit ab. Im Versuch Nr. 4 ergaben sich etwas abweichende Resultate. Zwar erwies sich auch in diesem Versuch die Produktion der totalen Pflanzenmasse und die an Blattmasse als durch zunehmende Pflanzendichte erhöht, aber die Produktion an Trockenmasse des Hypokotyls + Wurzel war bei 6 cm vom 22. Tage und bei 18 cm vom 32. Tage an grösser als bei 2 cm. Im weitem war die Stengelproduktion bei 6 cm schon bei Beobachtungsbeginn am grössten. Die Beobachtung, dass die Knollenproduktion nach Abschluss des logarithmischen Wachstums bei mittlerem Pflanzenabstand am grössten ist, wird durch die Ergebnisse des Versuchs Nr. 5 (s. Tab. 12, übersichtlicher ist die Tabelle 13) bestätigt. Die Erscheinung macht sich bei geringer Lichtsumme später bemerkbar. Die Produktion an Stengel- und Blattmasse als auch die totale Stoffproduktion war bis ans Ende der Versuchsdauer bei 2 cm Pflanzenabstand am grössten. Die Produktion reproduktiver Pflanzenmasse war bei den kleinern beiden Pflanzenabständen ungefähr gleich und grösser als bei maximalem. Ueberraschend ist das Ergebnis, dass der Ertrag pro Pflanze bis über den 1. Erntezeitpunkt hinaus (unabhängig von der Lichtsumme) bei 6 cm Pflanzenabstand grösser war als bei 18 cm. Offenbar waren die jungen Pflanzen bei grossem Abstand in ihrer Entwicklung gehemmt. Es ist möglich, dass Faktoren, die mit dem Anbau (Saat-tiefe) und der Pflege (Wässern) zusammenhängen, diese Erscheinung mitbestimmt haben.

Entsprechend der Beobachtung, dass erstens der Quotient E pro Lichtsumme der schattierten Pflanzen der Abstände 2 und 6 cm grösser ist als der der ungeschattierten (s. 3.2.1.3) und zweitens die Assimilationsfläche pro Pflanze durch die Lichtsumme nur wenig beeinflusst wird, ist das Verhältnis totale produzierte Trockenmasse zu Lichtsumme der schattierten Pflanzen bei diesen beiden Abständen während der ganzen Versuchsdauer grösser als das der voll belichteten Pflanzen. Bei grossem Pflanzenabstand dagegen wird die Ausbildung der Assimilationsfläche durch die Belichtung stark gesteigert und zudem der Quotient E pro Lichtsumme vorübergehend unabhängig von der Lichtsumme, so dass das Verhältnis produzierte Trockenmasse der ganzen Pflanze pro Lichtsumme der voll belichteten Pflanzen im Moment der 2. und 3. Ernte grösser wird als das der schattierten. Auffällig ist die Erscheinung, dass die Knollenproduktion pro Lichtsumme bei vollem Lichte zu den 3 letzten Ernteterminen weit grösser wurde als bei reduzierter Lichtsumme. Diese den

Assimilattransport induzierende Wirkung des Lichtes kam schon in Abb. 21 zum Ausdruck. Auch die Ausbildung reproduktiver Organe wird durch das Licht stärker gesteigert als seiner Intensitätszunahme entspricht. Demgegenüber wird die Produktion an Blatt- und Stengelmasse pro Lichtsumme (ausgenommen bei grossem Pflanzenabstand) durch geringe Lichtsummen gesteigert.

Die Darstellung des Ertrags der Buschbohne haben wir auf die ganze Pflanze und ihre Früchte beschränkt. Aus Abb. 36 entnimmt man, dass beide auf die Pflanze bezogenen Erträge bei 12 cm Pflanzenabstand geringer sind als bei 24 und 48 cm. Der prozentuale Unterschied ist für beide Erträge ungefähr gleich. Es scheint daher verständlich, dass trotz unterschiedlichem Fruchtertrag keine Beeinflussung des Assimilattransports in die Früchte durch den Pflanzenabstand feststellbar war (s. Abb. 17).

Die Unterdrückung der Fruchtbildung wirkte unterschiedlich auf den Ertrag. Bei grossem Pflanzenabstand trat infolge grösserer Assimilationsfläche (s. Abb. 40) vorübergehend eine kleine Steigerung des Ertrags ein; bei den grösseren Pflanzendichten dagegen ergab sich eine Verminderung, die über 50 % des Fruchtertrags ausmachen konnte.

3.3.2.2 Zeitlicher Verlauf der Assimilationsfläche pro Bodenfläche

Ueblicherweise werden nur die Blattflächen zu den Assimilationsflächen der Pflanze gezählt. Die Berücksichtigung der Assimilationsleistung anderer grüner Organe ausser der Blätter war für die Bestimmung der Assimilatströme unumgänglich. Die von uns berücksichtigte Assimilationsfläche enthält demnach neben der Blattfläche noch die halbe Oberfläche der übrigen grünen Teile der Pflanze. Da allein die reifen Früchte der Bohne, die Sprossknollen und abgestorbene Blätter kein Chlorophyll enthielten, stimmt die Assimilationsfläche unserer Versuche praktisch mit der halben oberirdischen Oberfläche der Pflanze überein. Die Assimilationsfläche pro Bodenfläche, im folgenden in Anlehnung zum BFI durch AFI abgekürzt, stellt ein geeignetes Mass dar für die Beschreibung der Bodenbedeckung und zur Abschätzung der von Pflanzenbeständen absorbierten Lichtintensität.

Der Vergleich der Kurven zwischen den einzelnen Versuchen zeigt, dass grosse Unterschiede im relativen Wachstum der Assimilationsfläche während der logarithmischen Phase bestehen. Für die grossen Werte des Versuchs Nr. 4 können möglicherweise die hohen Lufttemperaturen und Luftfeuchtigkeiten verantwortlich gemacht werden, die zu dieser

Zeit im Gewächshaus geherrscht hatten. Die hohen maximalen AFI, die in diesem Versuch erreicht wurden, sind wahrscheinlich auf erhöhten Lichtgenuss zurückzuführen, der sich über die Randpflanzen hinaus auch auf die innern der verhältnismässig kleinen Parzellen auswirken konnte. Das grosse relative Wachstum der Assimilationsfläche der Bohnenkeimlinge dürfte auf die Verwendung der Speicherstoffe der Kotyledonen in den Blättern zurückgehen (s. dazu Abb. 31, C).

Wir haben festgestellt (s. 3.2.1.2), dass der Pflanzenabstand die E des Radieschens weit stärker beeinflusst hat als die der Buschbohne. Es ist denkbar, dass dieses Ergebnis darauf zurückzuführen ist, dass die Buschbohne lockerere Bestände bildete und sich die Pflanzen entsprechend weniger stark beschatteten. Der Vergleich der AFI für die beiden Arten zeigt, dass dies tatsächlich der Fall war. Der AFI beim kleinsten Abstand der Buschbohne entsprach ungefähr dem des grössten des Radieschens.

3.3.2.3 Zeitlicher Verlauf der Produktivität

Während die E die Leistung des Assimilationsapparats der Pflanze ausdrückt, charakterisiert die Produktivität die ganzer Populationen. Die beiden Grössen stehen durch den AFI miteinander in der Beziehung:

$$\text{Produktivität} = E \cdot \text{AFI.}$$

Aus den Abb. 41 - 44 entnimmt man, dass die Produktivität fast ausnahmslos bei grösster Pflanzendichte am grössten war. Vereinzelt (s. Abb. 42 und 43) erwies sich die mittlere Pflanzendichte über kurze Zeiträume, die mit denen ausgeprägten Assimilattransports zusammenfallen, als produktiver als die grösste. Bemerkenswert ist, dass die Produktivität im Laufe der Entwicklung des Pflanzenbestands zwei Maxima aufweisen kann. Das spätere liegt höher und fällt mit der Ausbildung der maximalen Assimilationsfläche zusammen, das frühere lag in den Versuchen Nr. 4 und 5 bei 2 cm Pflanzenabstand ein bis zwei Wochen über dem Moment des 1. Maximums der E, bei den andern Abständen ungefähr eine über ihrem 2. Maximum. Aus den eingangs (3.1) erwähnten Gründen ist den Maxima des Versuchs Nr. 3 und dem hohen Wert für 6 cm Pflanzenabstand am Ende der Untersuchungsperiode des Versuchs Nr. 4 geringe Bedeutung beizumessen. Ferner ist dem Umstand Rechnung zu tragen, dass die Werte für 2/3 cm mit weit geringerer

Präzision bestimmt wurden (s. 2.1.4) und dass sich bei diesem Pflanzenabstand die genannten (s. 3.3.2.2) Randwirkungen besonders stark bemerkbar machen konnten.

Aus Tabelle 12 liest man, dass die Ausbildung der Assimilationsfläche durch die Lichtsumme nur bei maximalem Pflanzenabstand beeinflusst wurde. Dementsprechend wurde die Produktivität bei den kleineren Abständen durch die Lichtsumme in gleicher Weise wie die E beeinflusst. Bei grossem Pflanzenabstand wurde die Ausbildung der Assimilationsfläche durch die Lichtsumme stark gesteigert, so dass sich im Moment der 2. Ernte, zu dem der Quotient E über Lichtsumme konstant war (s. Abb. 19), eine Produktion pro Lichtsumme ergab, die mit der Lichtsumme zunimmt. Im Moment der 3. Ernte glichen sich die Wirkungen der Lichtsumme auf die Entwicklung der Assimilationsfläche und auf das Verhältnis E über Lichtsumme aus, so dass die Produktion ungefähr proportional zur Lichtsumme war.

Die von den Populationen der Buschbohne erzielten Produktivitäten sind weit geringer als die des Radieschens, weil sowohl die E als auch der AFI geringer waren. Entsprechend der geringeren E bei Unterdrückung der Fruchtbildung ist die Produktivität in diesem Falle verringert; nur während kurzer Zeit nach Einsetzen des Blühens erfolgte eine leichte Steigerung dadurch, dass vermehrt Assimilate für die Ausbildung des Assimilationsapparats verwendet wurden (s. 3.2.2).

Die maximale Produktivität, die wir an Beständen des Radieschens feststellen konnten, beträgt $47 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$. Dieser Wert liegt unter der von Army und Greer (1967) angegebenen potentiellen Produktivität von $71 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$, die bei einer täglichen Totalstrahlung von $5000 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2}$ erreicht werden kann.

3.4 ZUSAMMENFASSUNG

3.4.1 Ergebnisse am Radieschen

Weder die Düngung mit N allein, noch die kombinierte mit N + K + P + Ca + Mg beeinflusste die E oder Assimilatverteilung in der Pflanze.

Die E und die Assimilatströme in alle Organe nehmen im wesentlichen proportional zum Logarithmus des Pflanzenabstands zu. Die Wirkung hängt stark vom Entwicklungszustand der Pflanze ab. Ihr maximales Ausmass erreicht sie während der Knollenbildung. Das

spezifische Wachstum der Quelle wird durch den Pflanzenabstand wenig oder nicht beeinflusst.

Die Lichtsumme wirkt analog dem Logarithmus des Pflanzenabstands. Die verlängerten Regressionsgeraden zwischen E und Lichtsumme schneiden die E-Achse über dem 0-Punkt. Weil sich die E bei geringer Lichtintensität im Laufe der Zeit wenig ändert, liegt der Schnittpunkt umso tiefer je grösser die Wirkung der Lichtsumme ist und fällt bei ihrem Maximum nahezu in den Ursprung.

Während der Vegetationsdauer erreicht die E des Radieschens zweimal ein Maximum. Ihr Verlauf lässt sich als Summe aus dem Transport aus den Blättern und dem spezifischen Wachstum der Quelle auffassen. Das Maximum des spezifischen Wachstums der Quelle fällt mit dem 1. Maximum der E, das des Assimilattransports mit ihrem 2. zusammen. Der Bereich nach dem 2. Maximum der E lässt sich in einen ersten, für den die E und das spezifische Wachstum der Quelle konstant sind und einen zweiten der Alterung, für den die beiden Grössen abnehmen, gliedern. In den ersten fällt der maximale Transport in die Stengel, der bei voller Belichtung der Pflanze zur Parallelität zwischen E und dem Transport aus den Blättern beiträgt. Der Assimilattransport in die Früchte fällt teilweise in die Phase der Alterung. Das Organ mit dem weitaus grössten spezifischen Assimilat-zustrom ist das Hypokotyl. Innerhalb eines Tages kann eine Assimilatmenge bis zu $\frac{1}{8}$ des Eigengewichts der Pflanze transloziert werden.

Der Ertrag pro Pflanze war bis zum Blühen vereinzelt bei mittlerem Pflanzenabstand grösser als bei grossem. Namentlich der Stengelertrag war infolge Schosshemmung bei grossem Pflanzenabstand geringer. Am Ende der Vegetationsdauer war der Ertrag pro Pflanze für alle Organe stets bei maximalem Pflanzenabstand am grössten. Bei kleinem Pflanzenabstand betrug der Ertrag pro Pflanze für alle Organe schon von der 1. Ernte an weniger als bei den beiden grösseren Abständen.

Die proportional zum Logarithmus des Pflanzenabstands erhöhte E genügte nicht um die Wirkung geringerer Bodenbedeckung bei grösserem Pflanzenabstand auszugleichen. Deshalb war stets bei kleinstem Pflanzenabstand der grösste Flächenertrag an totaler Pflanzenmasse und an Blattmasse festzustellen. Wegen der starken Beeinflussung des Assimilattransports in die Knolle durch den Pflanzenabstand war die Knollenproduktion bei mittlerem jedoch grösser als bei kleinem, bei dem das Hypokotyl nur Stengelfunktion übernahm. Die bis apfelgrossen Knollen bei grösstem Pflanzenabstand wiesen teilweise eine so

viel grössere Trockenmasse auf, dass eine grössere Knollenproduktion als bei kleinem Pflanzenabstand resultierte. Der oekonomisch günstigste Pflanzenabstand für den Anbau des Radieschens "Saxa Treib" im Frühjahr dürfte 6 cm betragen.

Die Produktivität des Radieschens weist ein erstes Maximum auf, das darauf zurückzuführen ist, dass die E vorübergehend stärker abnimmt als die Assimilationsfläche zunimmt. Ein zweites Maximum, das höher liegt, wird bei maximaler Bodenbedeckung erreicht. Während des grössten Teils der Entwicklungszeit wurde bei grösster Pflanzendichte die grösste Produktivität erzielt.

Die grösste Assimilationsfläche pro Bodenfläche wurde während der ganzen Vegetationsperiode bei grösster Pflanzendichte erreicht. Schattieren verursachte eine Vergrösserung der Assimilationsfläche pro Pflanze.

3.4.2 Ergebnisse an der Buschbohne

In unseren Versuchen erreichte die Assimilationsfläche pro Bodenfläche der Buschbohne bei kleinstem Pflanzenabstand ungefähr das Ausmass des Radieschens bei grösstem. Bei dieser geringen Bodenbedeckung waren in jungen Populationen eher günstige Wirkungen geringer Pflanzendichte zu beobachten. Erst in entwickelten Beständen trat eine leichte Abnahme der E proportional zum Logarithmus der Pflanzendichte ein. Die spezifischen Assimilatströme wurden vom Pflanzenabstand nicht oder nur unwesentlich beeinflusst.

Im Vergleich zum Radieschen werden die Assimilate in der Buschbohne weniger starr in bestimmten Organen festgelegt: Wurzel, Stengel und Blattstiele bilden während der vegetativen Phase den Sink, um während der reproduktiven zur Quelle zu wechseln. Organe, die bezüglich Assimilatversorgung festgelegt sind, sind die Blattspreiten, die bis zum Fruchtausatz die ganze Quelle umfassen und die Früchte, die während der Samenreife allein den Sink stellen. Wird die Entwicklung der Früchte unterdrückt, so nehmen die übrigen Organe vermehrt Assimilate auf. Da diese aber zur Quelle gehören oder während der Fruchtbildung im ungestörten System zu dieser Wechseln, wird dadurch nur anfänglich und nur in geringer Masse Ausgleich für den fehlenden Sink geschaffen. Die Verwendung der Assimilate in der Quelle bewirkt, dass die E durch die Unterdrückung der Fruchtbildung weniger herabgesetzt wird als der totale spezifische Assimilatstrom.

Die E der Buschbohne erreicht ungefähr die des Radieschens bei 30 % der vollen Lichtsumme und 6 cm Pflanzenabstand. Da gespeicherte Assimilate während der Vegetationsperiode in andere Organe transloziert werden, ergibt sich ein vergleichsweise grosser totaler spezifischer Assimilatstrom, der ungefähr dem des Radieschens bei voller Lichtsumme und 6 cm Pflanzenabstand entspricht. Wird die Entwicklung der Früchte der Buschbohne unterdrückt, so verläuft die E zeitlich analog zu der des Radieschens mit dem Unterschied, dass das 1. Maximum früher erreicht wird. Die E lässt sich wiederum ungezwungen als Summe aus spezifischem Wachstum der Quelle und spezifischem Assimilatstrom aus den Blättern auffassen. Im Unterschied zum Radieschen tritt in der reproduktiven Phase ein dritter Gipfel auf, der bis zum 1. Maximum des spezifischen Assimilatstroms in die Früchte parallel zu dieser verläuft. Den Teil der Pflanze, in den der grösste spezifische Assimilatstrom erfolgt, bilden die Früchte.

Der Ertrag an totaler Trockenmasse pro Pflanze als auch an Früchten pro Pflanze war bei kleinstem Pflanzenabstand etwas geringer als bei den beiden grössern. Die Produktivität wurde wegen der geringen Beeinflussung der Pflanze durch den Pflanzenabstand bei grösster Pflanzendichte am grössten, erreichte aber nur 1/3 der Produktivität des Radieschens. Die Unterdrückung der Fruchtbildung induzierte ein für kurze Zeit erhöhtes Wachstum der Blattfläche, das vorübergehend eine gegenüber den unbeeinflussten Populationen höhere Produktivität ermöglichte. Der Ertrag an totaler Trockenmasse war aber durch die Unterdrückung der Fruchtbildung endlich bis um 50 % erniedrigt.

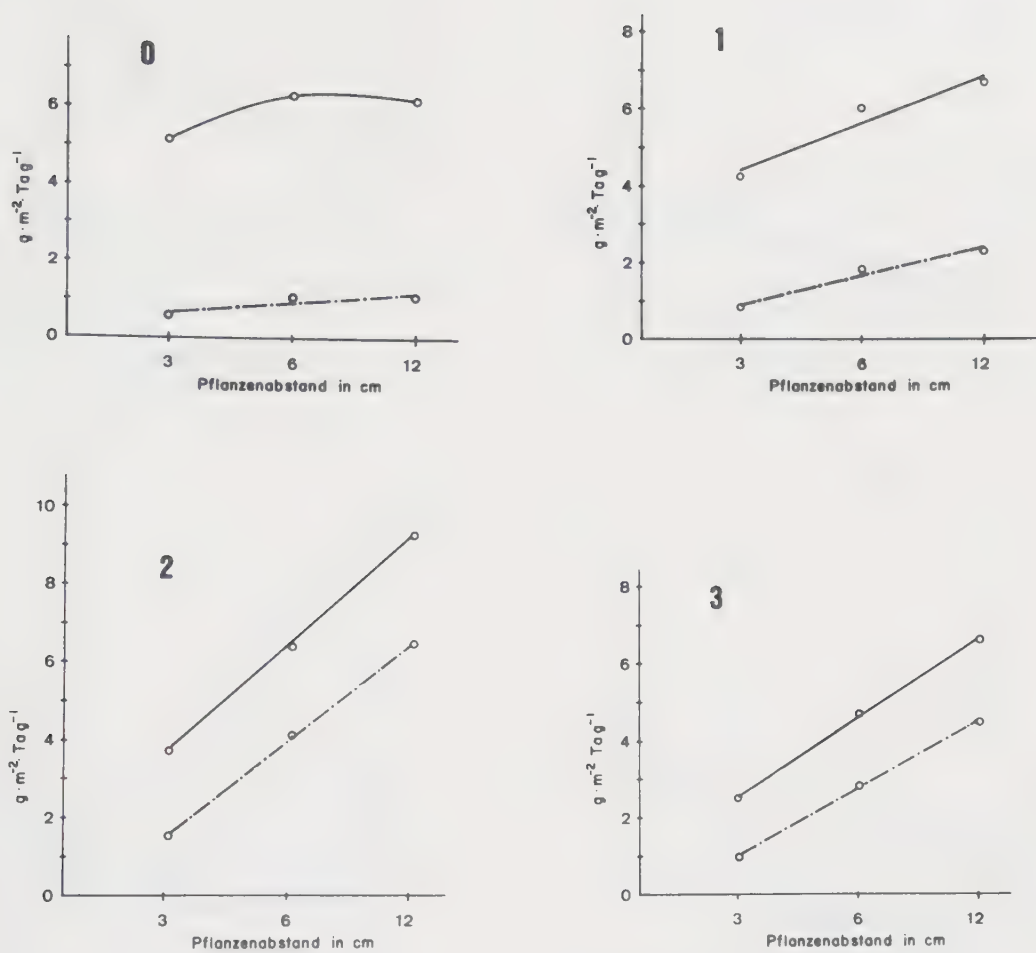


Abb. 8 Abhängigkeit der Nettoassimilationsrate (ausgezogen) und des spezifischen Assimilatstroms aus den Blättern (gestrichelt) vom Pflanzenabstand an den 4 Stellen Nr. 0, 1, 2 und 3 ($t - t_0 = 10, 17, 24$ und 30 Tage) der Varianzanalyse. Da die Quelle nur die Blätter und der Sink nur die Knolle + Wurzel umfasste, stimmt der Assimilatstrom aus den Blättern mit dem in die Knolle + Wurzel und dem totalen überein.
Pflanze: Radieschen (*Raphanus sativus esculentus radicola*).
Resultate aus Versuch Nr. 3. Abszisse logarithmisch.

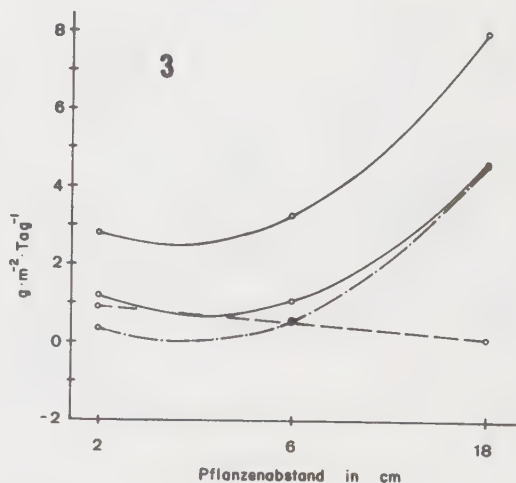
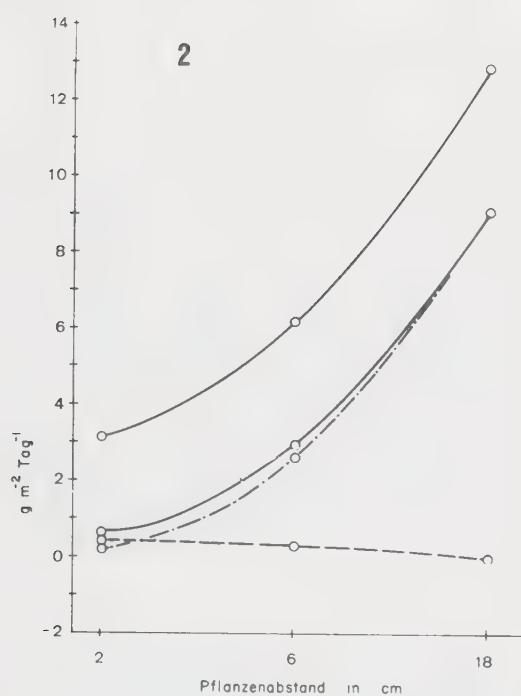
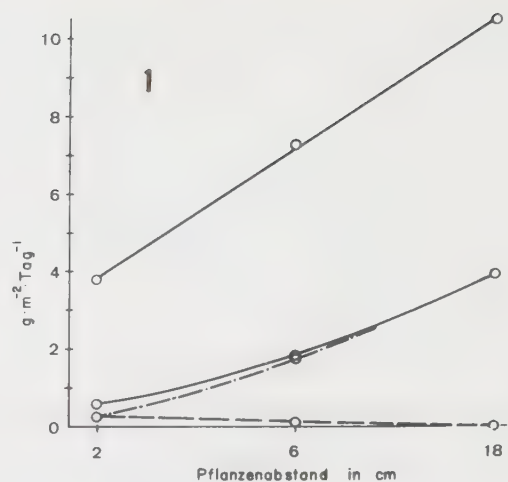
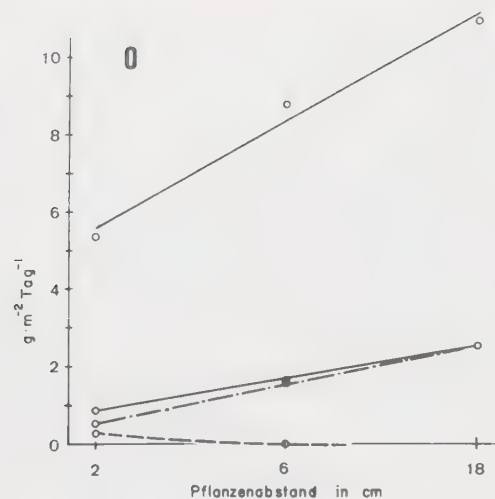
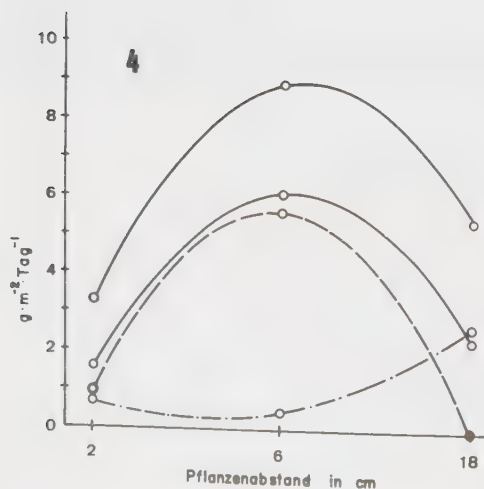


Abb. 9

Abhängigkeit der Nettoassimilationsrate (obere, ausgezogene Linie) und der spezifischen Assimilatströme vom Pflanzenabstand an den 5 Stellen Nr. 0, 1, 2, 3 und 4 ($t - t_0 = 17, 24, 38$ und 51 Tage) der Varianzanalyse. Untere, ausgezogene Linie: spezifischer Assimilatstrom aus den Blättern = totaler spezifischer Assimilatstrom. Strichpunktirt: spezifischer Assimilatstrom in die Knolle + Wurzel. Gestrichelt: spezifischer Assimilatstrom in die Stengel. Pflanze: Radieschen. Resultate aus Versuch Nr. 4. Abszisse logarithmisch.



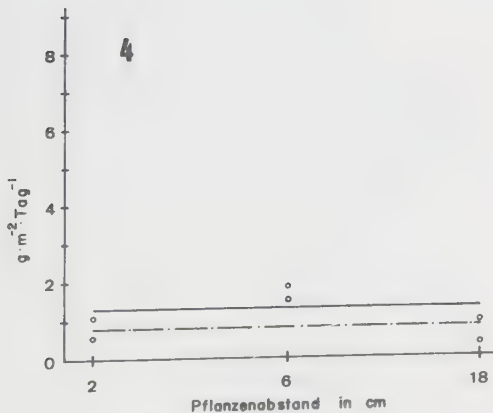
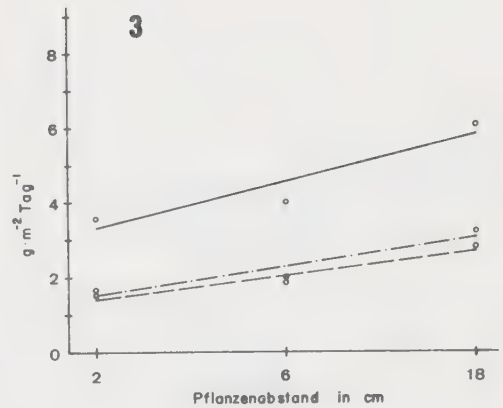
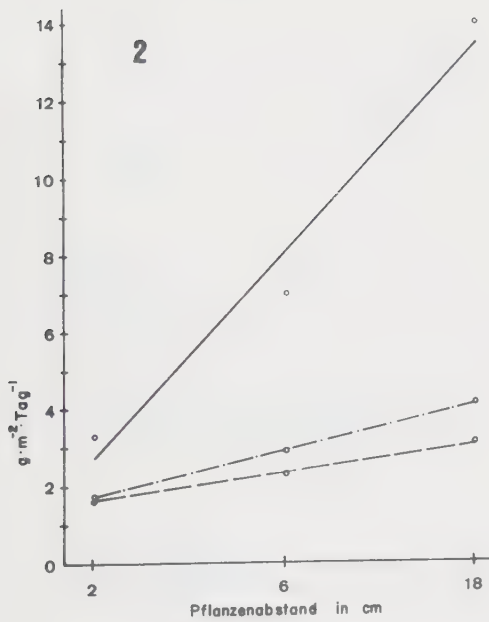
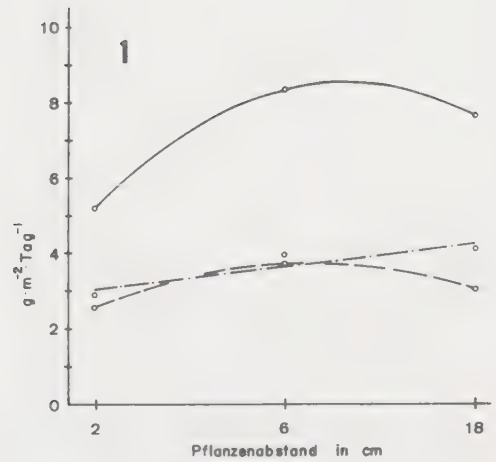
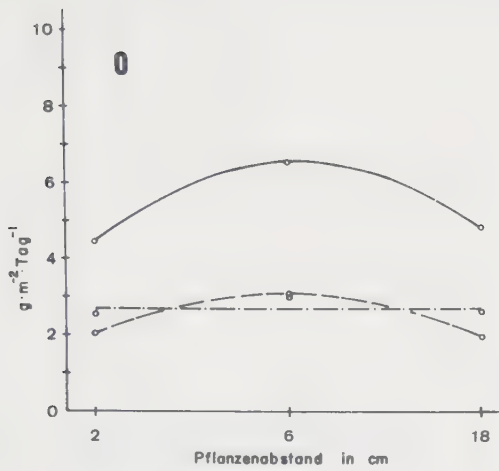


Abb. 10 Abhängigkeit der Nettoassimilationsrate vom Pflanzenabstand bei verschiedenen Lichtsummen an den Stellen Nr. 0, 1, 2, 3 und 4 ($t - t_0 = 12, 19, 43, 71$ und 119 Tage) der Varianzanalyse. Ausgezogen: volle Lichtsumme, strichpunktiiert: 29,5 %, gestrichelt: 16,4 % der vollen Lichtsumme. Pflanze: Radieschen. Resultate aus Versuch Nr. 5. Abszisse logarithmisch.

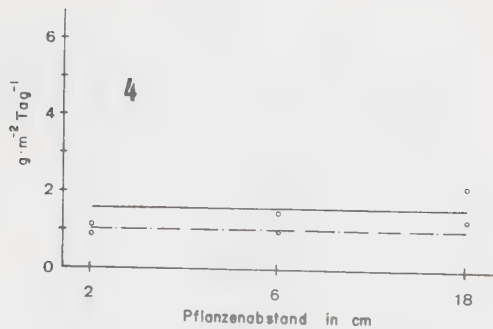
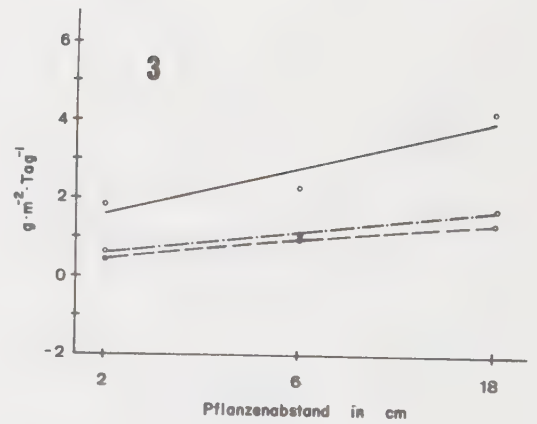
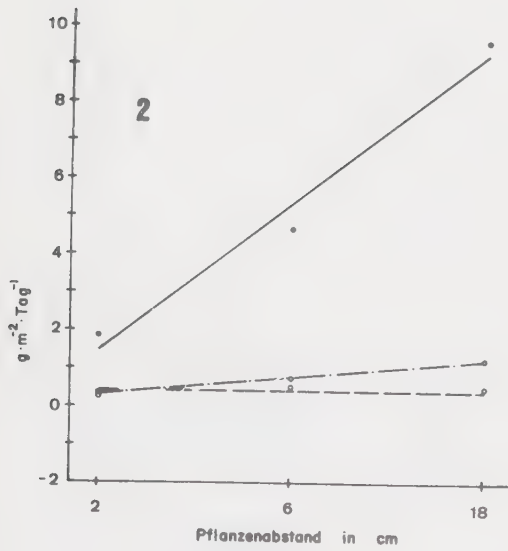
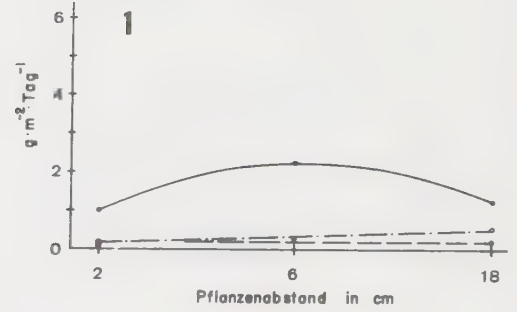
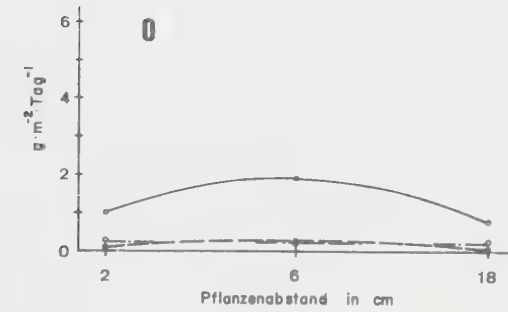


Abb. 11 Abhängigkeit des spezifischen Assimilatstroms aus den Blättern vom Pflanzenabstand bei verschiedenen Lichtsummen an den Stellen Nr. 0 bis 4 der Varianzanalyse.
Erklärungen wie Abb. 10.

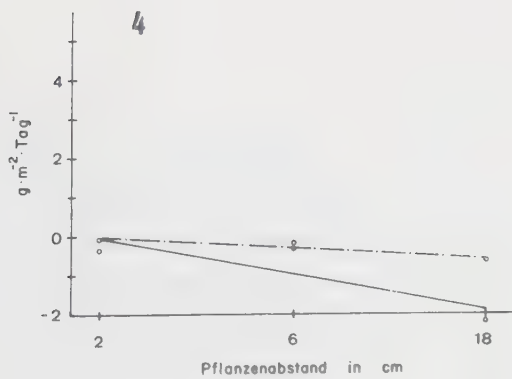
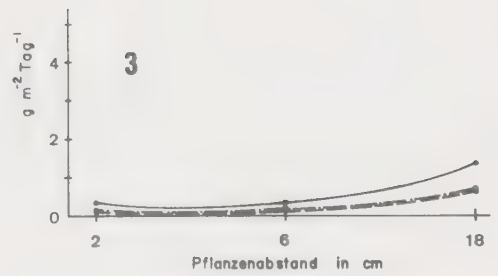
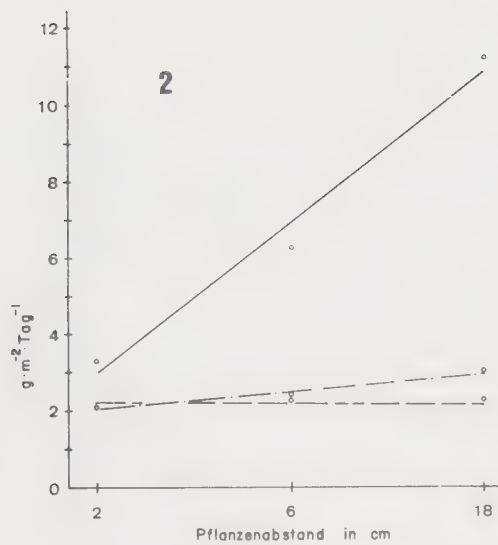


Abb. 12 Abhängigkeit des spezifischen Assimilatstroms in die Knolle + Wurzel vom Pflanzenabstand bei verschiedenen Lichtsummen an den Stellen Nr. 2, 3 und 4 der Varianzanalyse. An den Stellen Nr. 0 und 1 wie Abb. 11. Erklärungen wie Abb. 10.

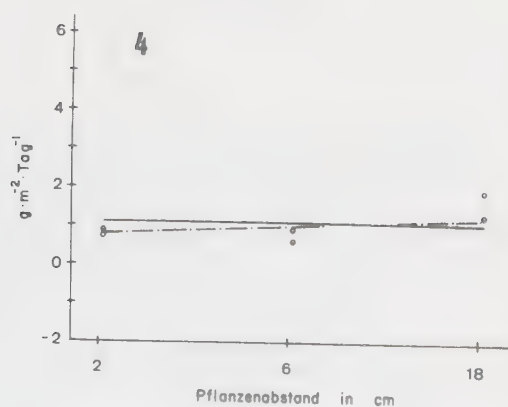
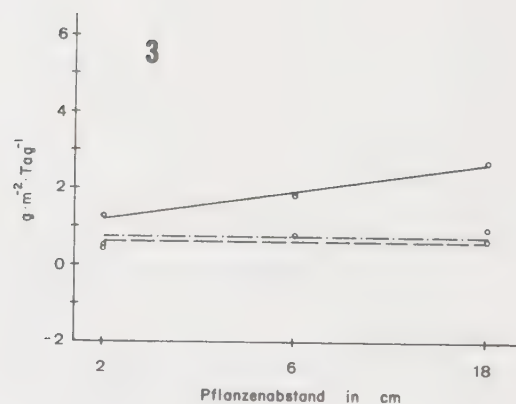
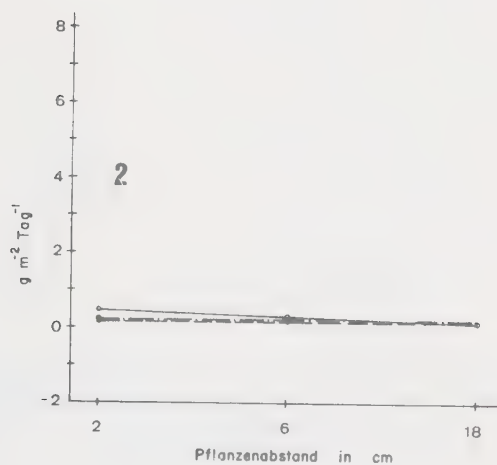


Abb. 13 Abhängigkeit des spezifischen Assimilatstroms in die Stengel vom Pflanzenabstand bei verschiedenen Lichtsummen an den Stellen Nr. 2, 3 und 4 der Varianzanalyse. An den Stellen Nr. 0 und 1 betrug der spezifische Assimilatstrom in die Stengel nahezu 0. Erklärungen wie Abb. 10.

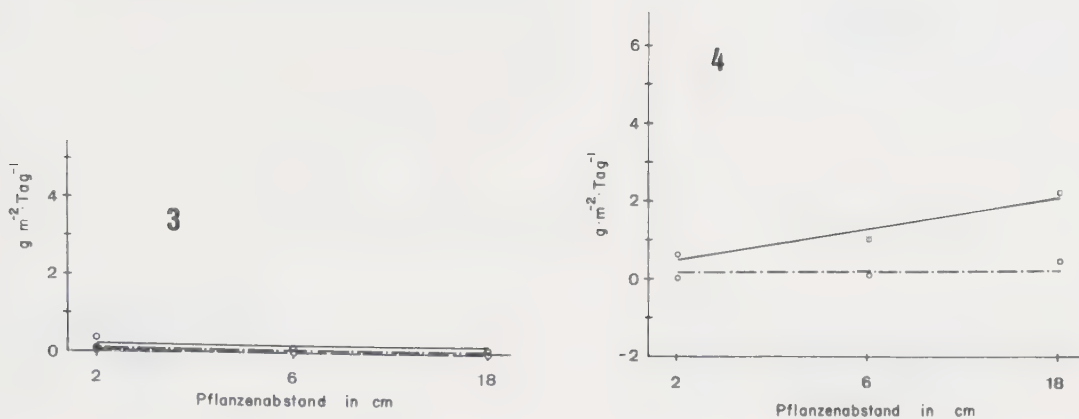


Abb. 14 Abhängigkeit des spezifischen Assimilatstroms in die Blüten + Früchte vom Pflanzenabstand bei verschiedenen Lichtsummen an den Stellen Nr. 3 und 4 der Varianzanalyse. An den übrigen Stellen betrug der spezifische Assimilatstrom in die Blüten + Früchte 0. Erklärungen wie Abb. 10.

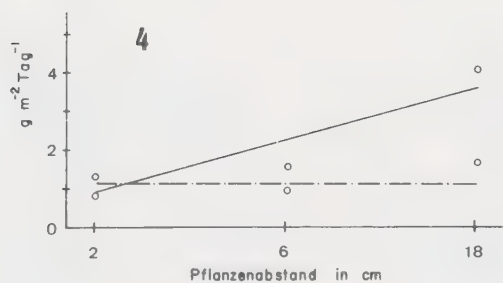


Abb. 15 Abhängigkeit des totalen spezifischen Assimilatstroms vom Pflanzenabstand bei verschiedenen Lichtsummen an der Stelle Nr. 4 der Varianzanalyse. An den übrigen Stellen wie Abb. 11. Erklärungen wie Abb. 10.

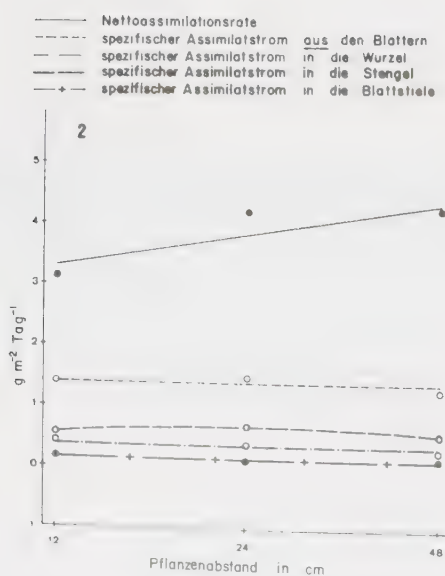
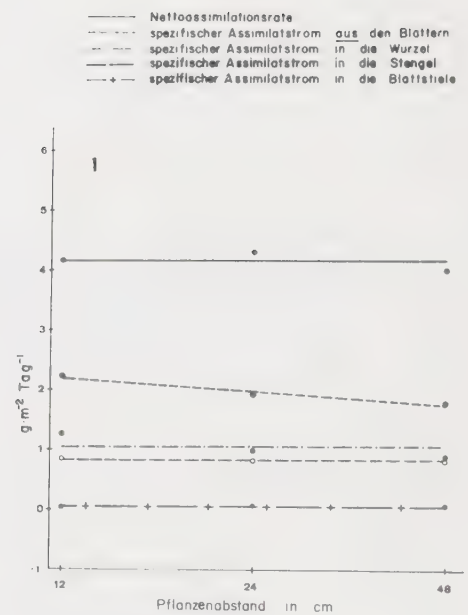
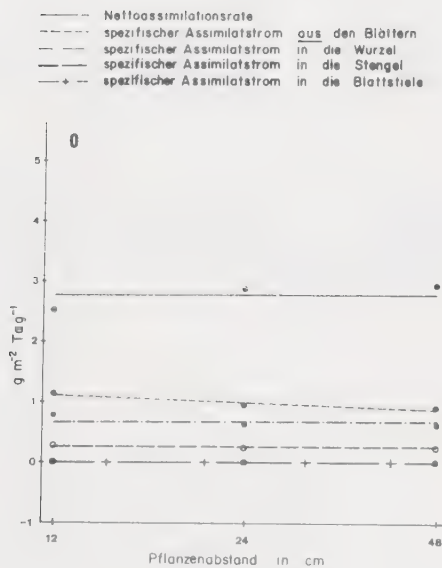


Abb. 16

Abhängigkeit der Nettoassimilationsrate und der spezifischen Assimilatströme vom Pflanzenabstand an den Stellen Nr. 0, 1 und 2 ($t - t_0 = 20, 27$ und 48 Tage) der Varianzanalyse. Totaler spezifischer Assimilatstrom = spezifischer Assimilatstrom aus den Blättern. Da zu diesen 3 Zeitpunkten noch keine Blüten ausgebildet wurden, betrug der spez. Assimilatstrom in die Früchte 0. Pflanze: Buschbohne (*Phaseolus vulgaris nanus*). Resultate aus Versuch Nr. 6. Abszisse logarithmisch.

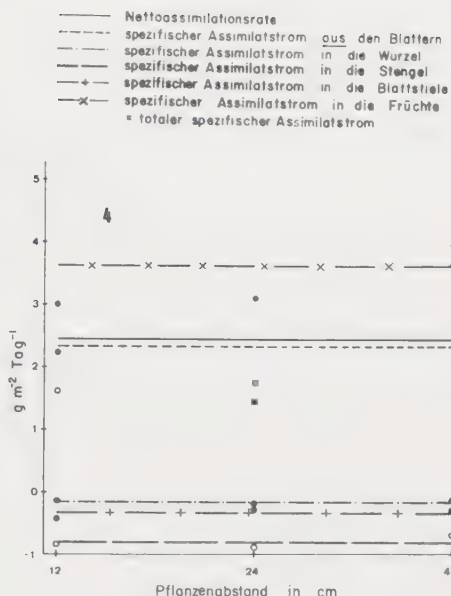
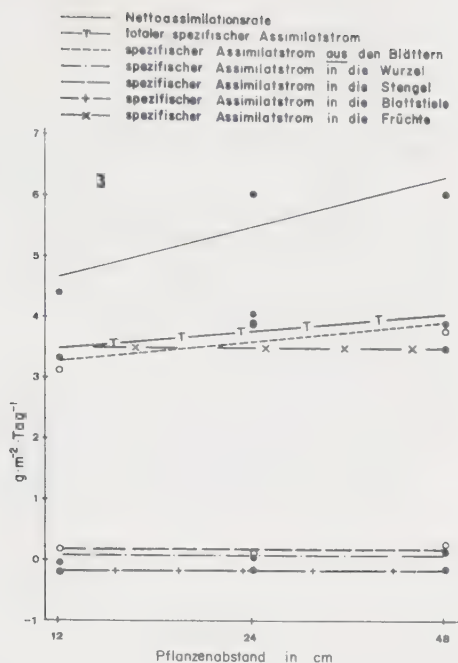


Abb. 17 Abhängigkeit der Nettoassimilationsrate und der spezifischen Assimilatströme vom Pflanzenabstand an den Stellen Nr. 3 und 4 ($t - t_0 = 69$ und 100 Tage) der Varianzanalyse. Abszisse logarithmisch.
Pflanze: Buschbohne, ohne Unterdrückung der Fruchtbildung.
Resultate aus Versuch Nr. 6.

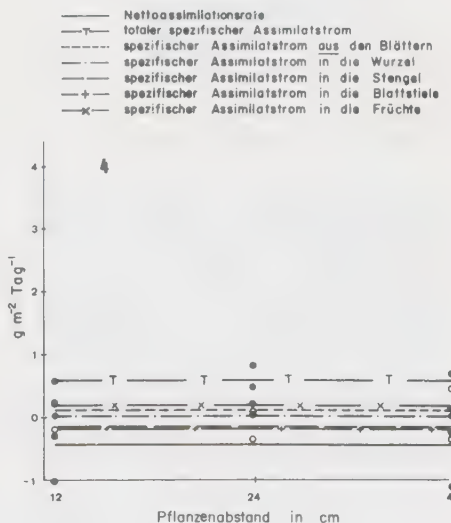
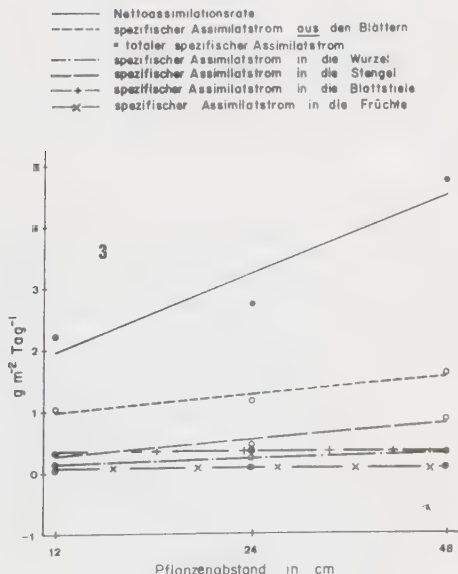


Abb. 18 Wie Abb. 17, aber mit Unterdrückung der Fruchtbildung.

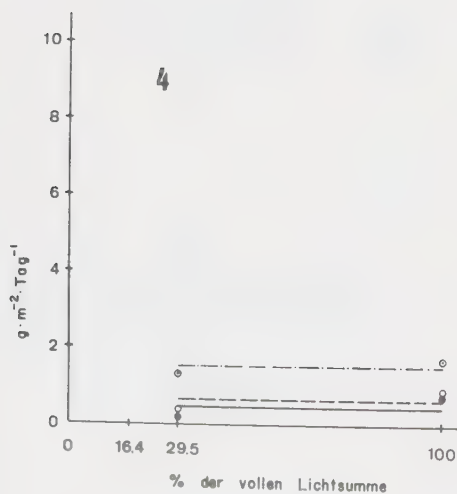
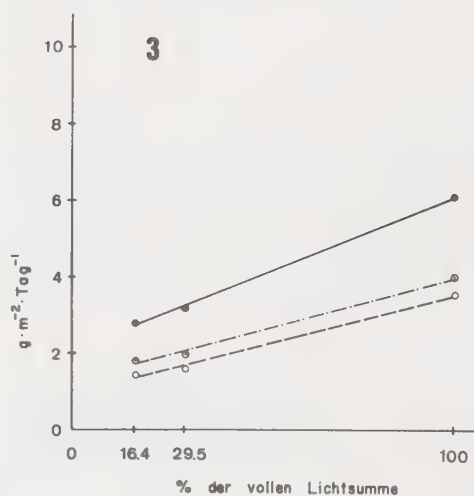
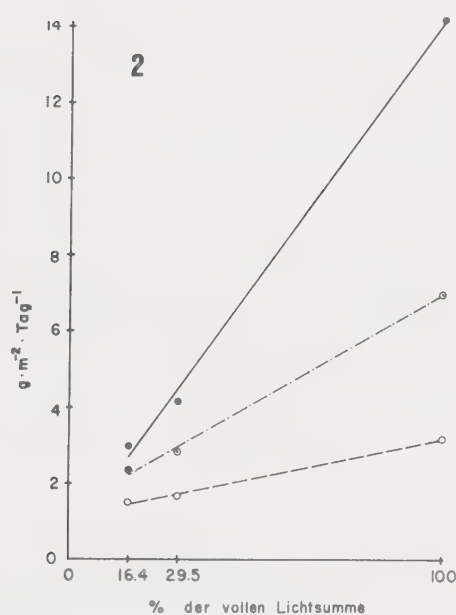
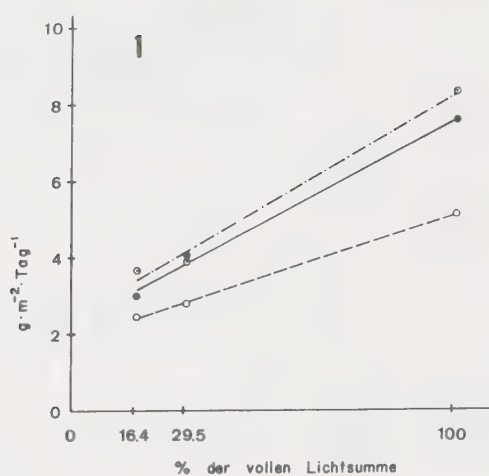
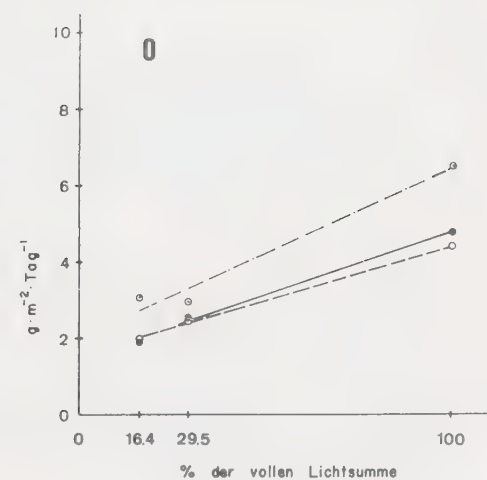


Abb. 19 Abhängigkeit der Nettoassimilationsrate von der Lichtsumme bei den 3 Pflanzenabständen 2 cm (gestrichelt), 6 cm (strichpunktirt) und 18 cm (ausgezogen) an den Stellen Nr. 0, 1, 2, 3 und 4 ($t - t_0 = 12, 19, 43, 71$ und 119 Tage) der Varianzanalyse. Pflanze: Radieschen. Resultate aus Versuch Nr. 5.

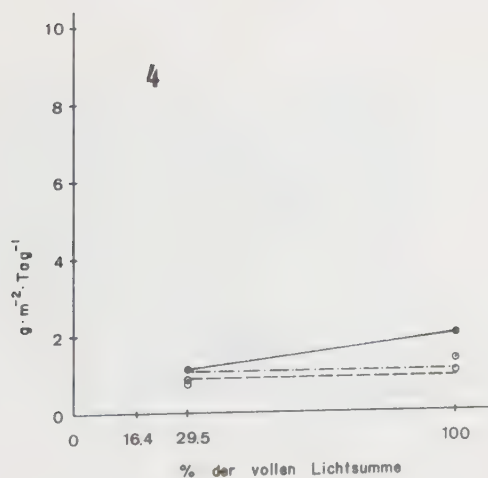
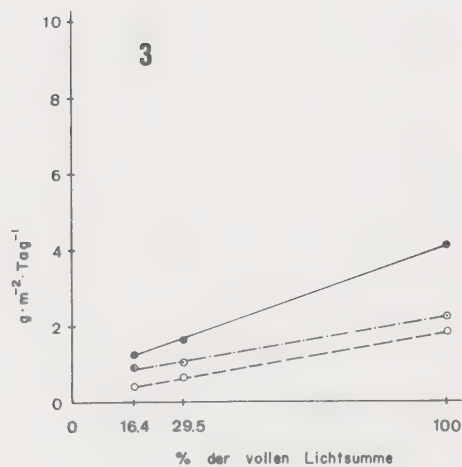
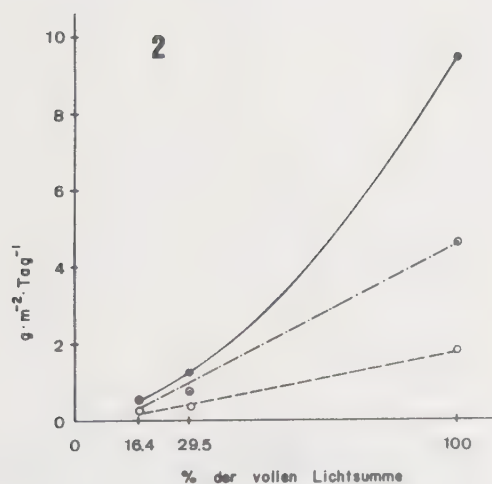
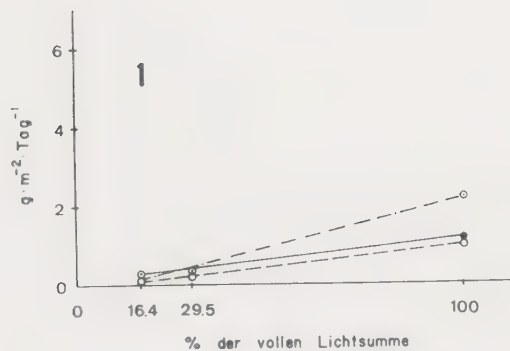
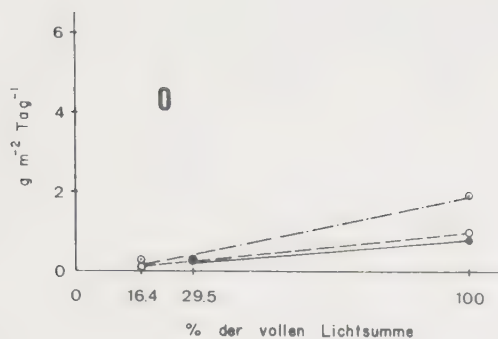


Abb. 20 Abhängigkeit des spezifischen Assimilatstroms aus den Blättern von der Lichtsumme bei den 3 Pflanzenabständen 2 cm (gestrichelt), 6 cm (strichpunktiert) und 18 cm (ausgezogen) an den Stellen Nr. 0, 1, 2, 3 und 4. Erklärungen wie Abb. 19.

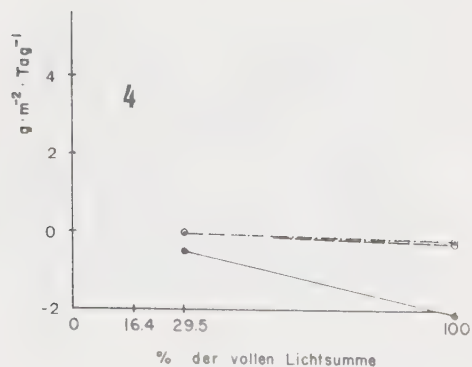
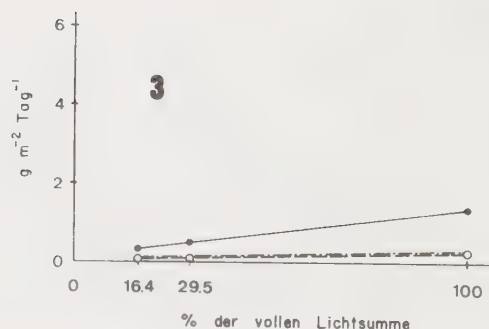
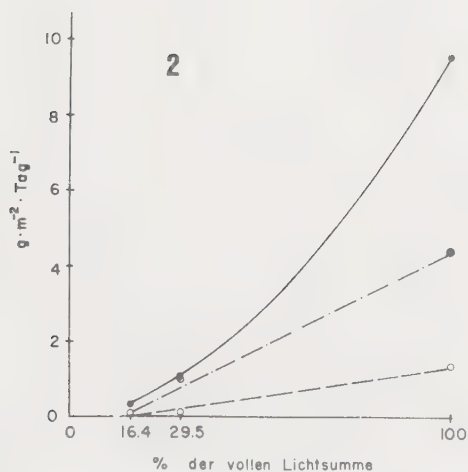


Abb. 21 Abhängigkeit des spezifischen Assimilatstroms in die Knolle + Wurzel von der Lichtsumme bei den 3 Pflanzenabständen 2 cm, 6 cm und 18 cm an den Stellen Nr. 2, 3 und 4 der Varianzanalyse. An den Stellen Nr. 0 und 1 wie Abb. 20. Erklärungen wie Abb. 19.

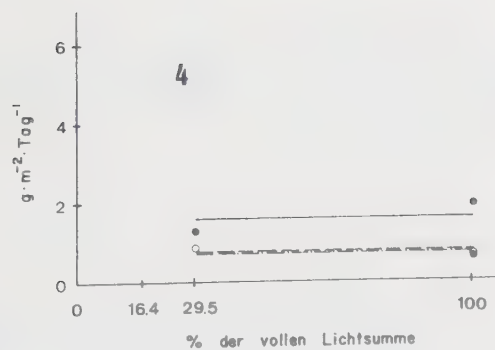
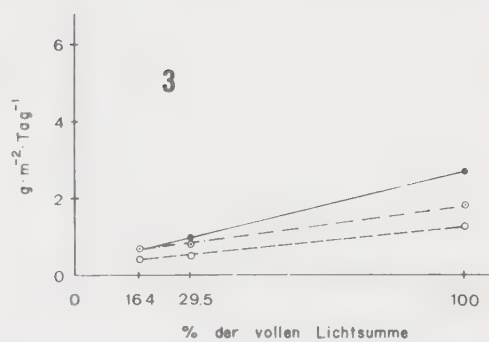
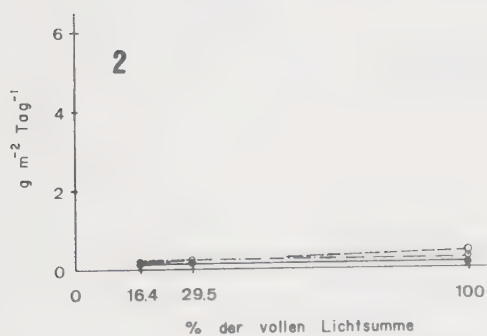


Abb. 22 Abhängigkeit des spezifischen Assimilatstroms in die Stengel von der Lichtsumme bei den 3 Pflanzenabständen 2 cm, 6 cm und 18 cm an den Stellen Nr. 2, 3 und 4 der Varianzanalyse. An den Stellen Nr. 0 und 1 betrug der spezifische Assimilatstrom in die Stengel nahezu 0. Erklärungen wie Abb. 19.

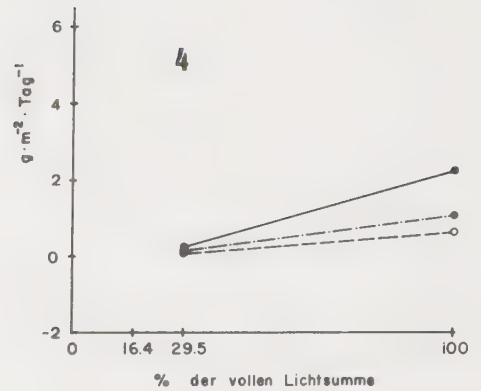
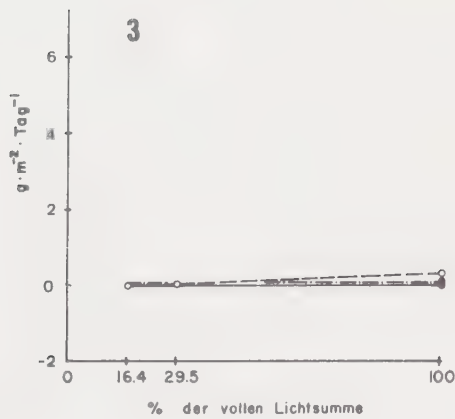


Abb. 23 Abhängigkeit des spezifischen Assimilatstroms in die Blüten + Früchte von der Lichtsumme bei den 3 Pflanzenabständen 2 cm, 6 cm und 18 cm an den Stellen Nr. 3 und 4 der Varianzanalyse. An den übrigen Stellen betrug der spezifische Assimilatstrom in die Blüten + Früchte 0. Erklärungen wie Abb. 19.

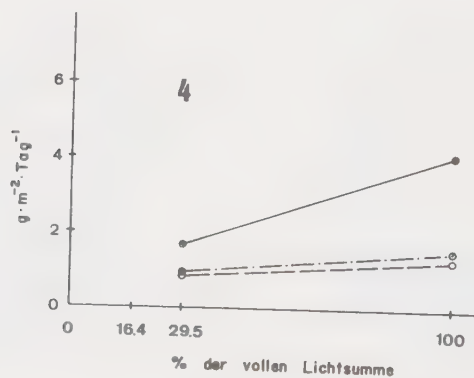
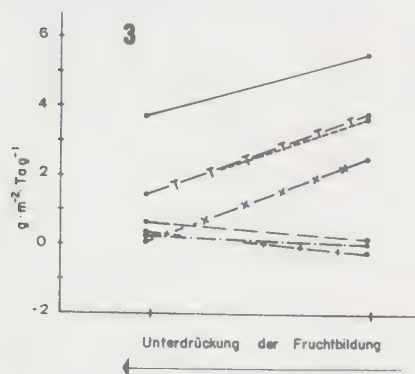


Abb. 24 Abhängigkeit des totalen spezifischen Assimilatstroms von der Lichtsumme bei den 3 Pflanzenabständen 2 cm, 6 cm, und 18 cm an der Stelle Nr. 4 der Varianzanalyse. An den übrigen Stellen wie Abb. 20. Erklärungen wie Abb. 19.

— Nettoassimilationsrate
 —•— totaler spezifischer Assimilatstrom
 - - - spezifischer Assimilatstrom aus den Blättern
 - - - spezifischer Assimilatstrom in die Wurzel
 —•— spezifischer Assimilatstrom in die Stängel
 + — spezifischer Assimilatstrom in die Blattstiele
 x — spezifischer Assimilatstrom in die Früchte



— Nettoassimilationsrate
 —•— totaler spezifischer Assimilatstrom
 - - - spezifischer Assimilatstrom aus den Blättern
 - - - spezifischer Assimilatstrom in die Wurzel
 —•— spezifischer Assimilatstrom in die Stängel
 + — spezifischer Assimilatstrom in die Blattstiele
 x — spezifischer Assimilatstrom in die Früchte

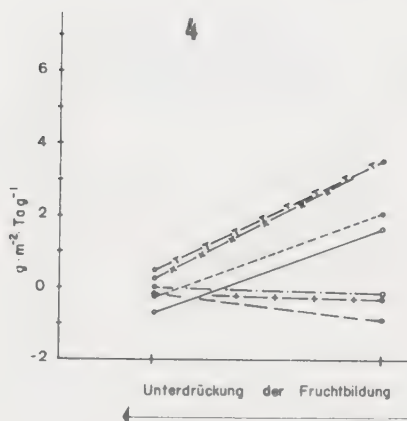


Abb. 25 Beeinflussung der Nettoassimilationsrate und der spezifischen Assimilatströme durch die Unterdrückung der Fruchtbildung an den Stellen Nr. 3 und 4 der Varianzanalyse.
 Pflanze: Buschbohne, Resultate aus Versuch Nr. 6.

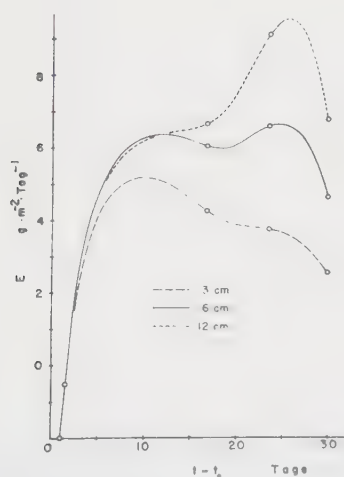


Abb. 26 Zeitlicher Verlauf der Nettoassimilationsrate des Radieschens bei verschiedenen Pflanzenabständen.
 Resultate aus Versuch Nr. 3.

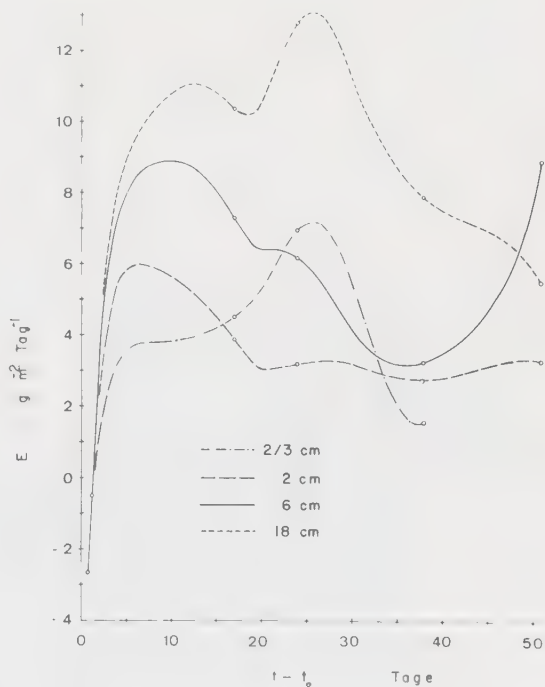


Abb. 27 Wie Abb. 33. Resultate aus Versuch Nr. 4.

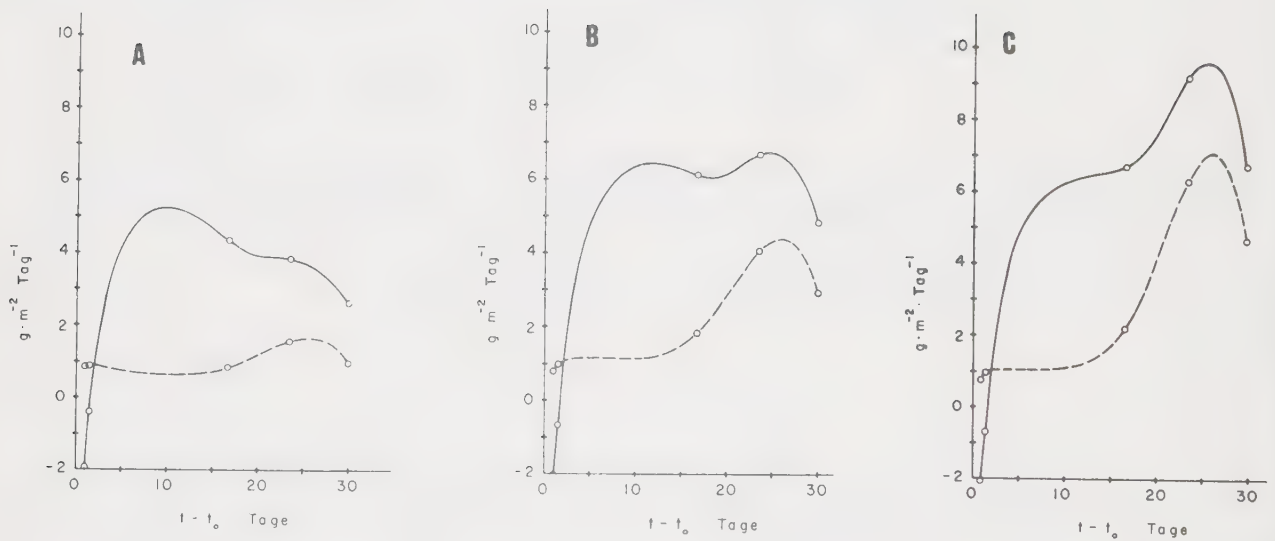


Abb. 28 Zeitlicher Verlauf der Nettoassimilationsrate (ausgezogen) und des spezifischen Assimilatstroms aus den Blättern (gestrichelt). Da die Quelle nur die Blätter und der Sink nur die Knolle + Wurzel umfasste, stimmt der Assimilatstrom aus den Blättern mit demjenigen in die Knolle + Wurzel und dem totalen Assimilatstrom überein.

A: Pflanzenabstand 3 cm; B: Pflanzenabstand 6 cm; C: Pflanzenabstand 12 cm.

Resultate aus Versuch Nr. 3.

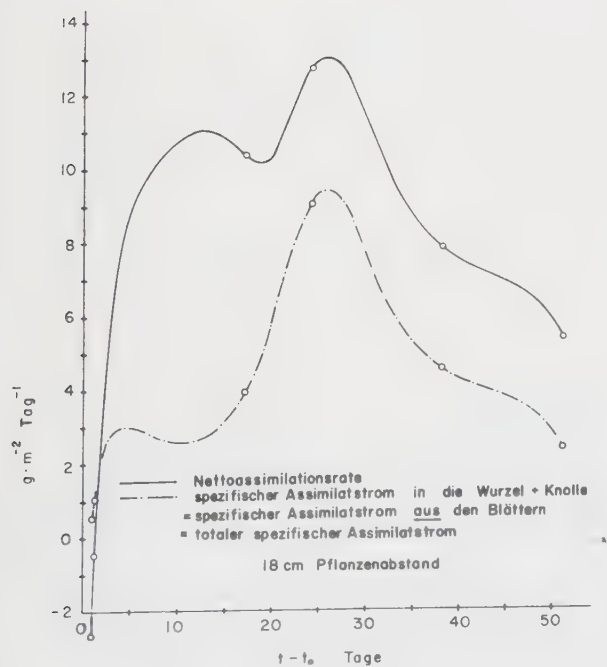
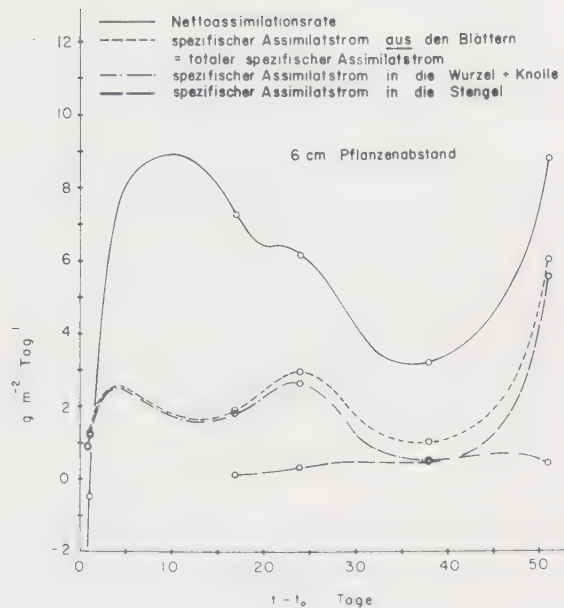
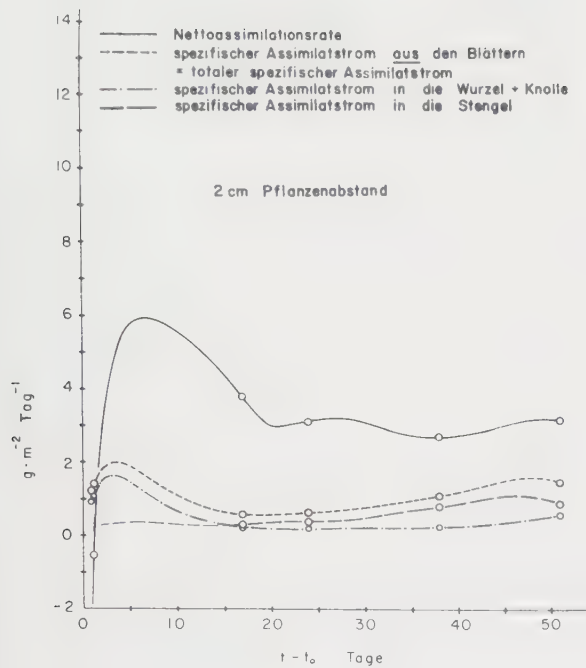
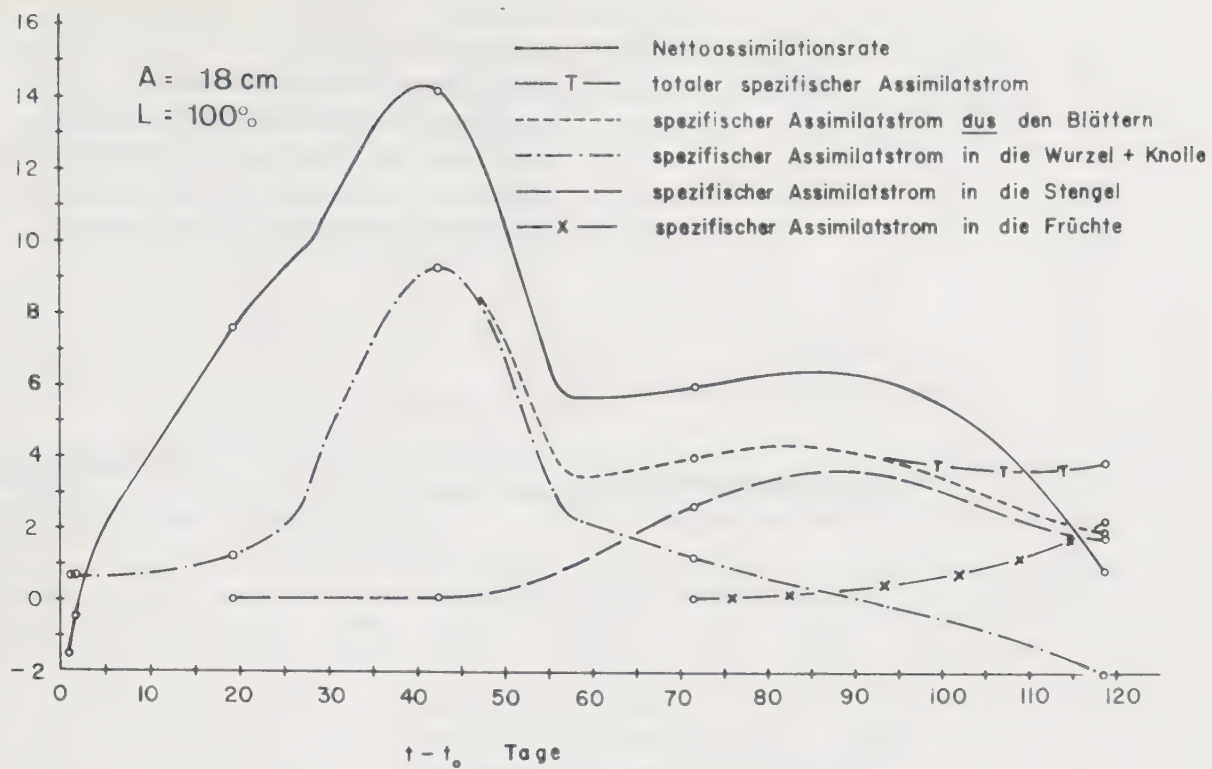
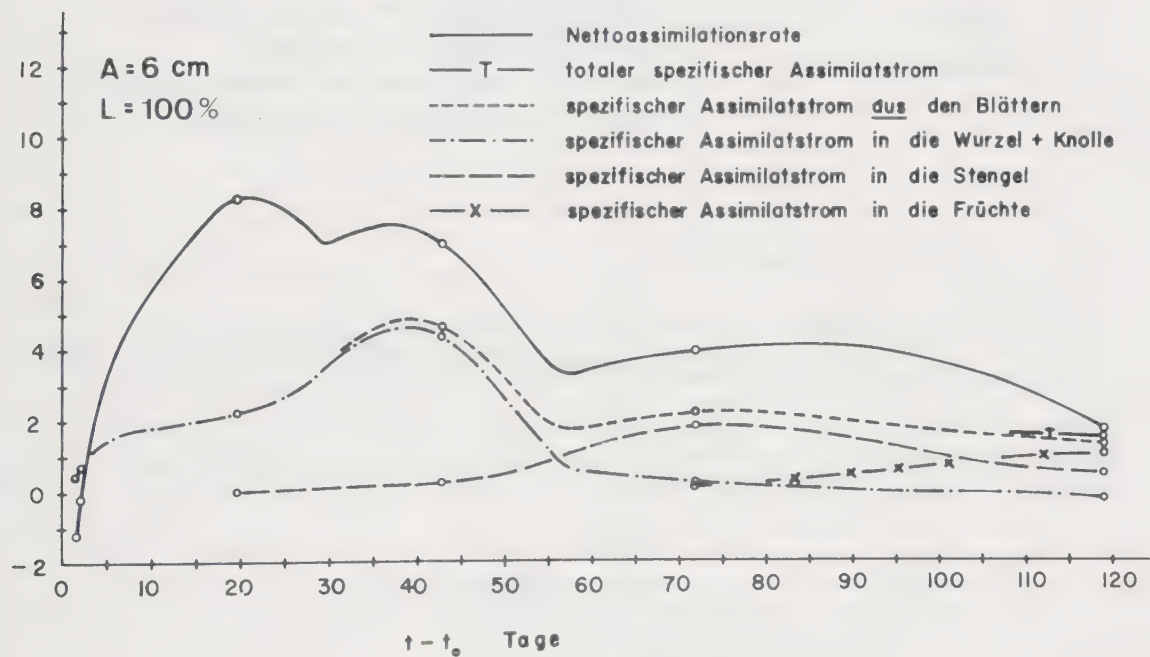
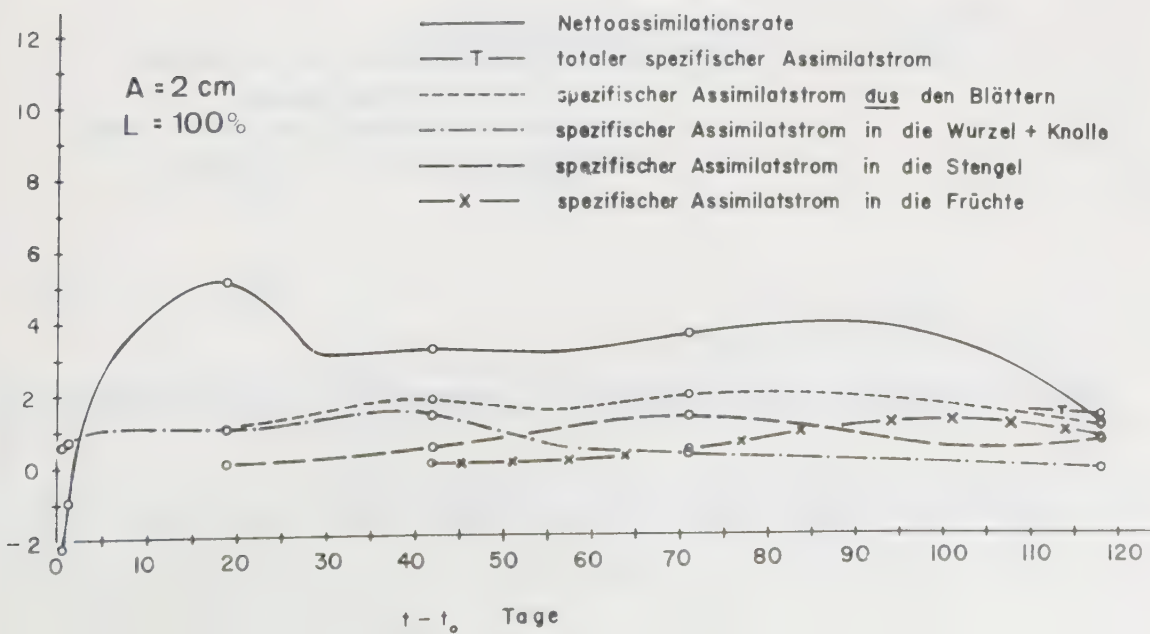
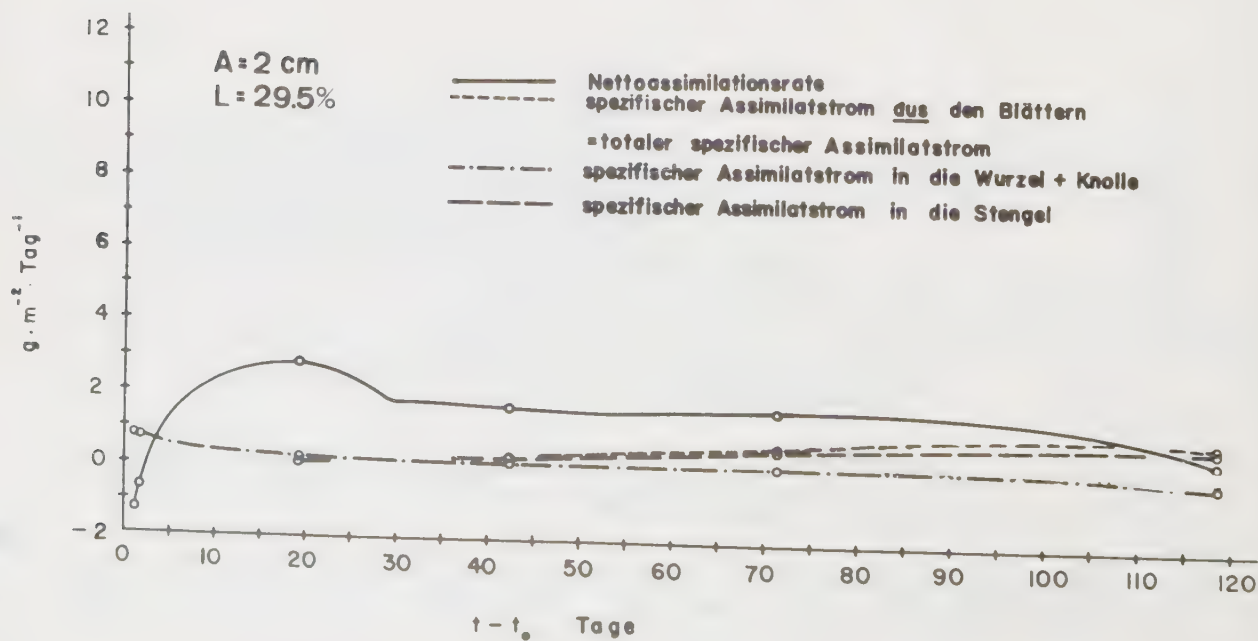
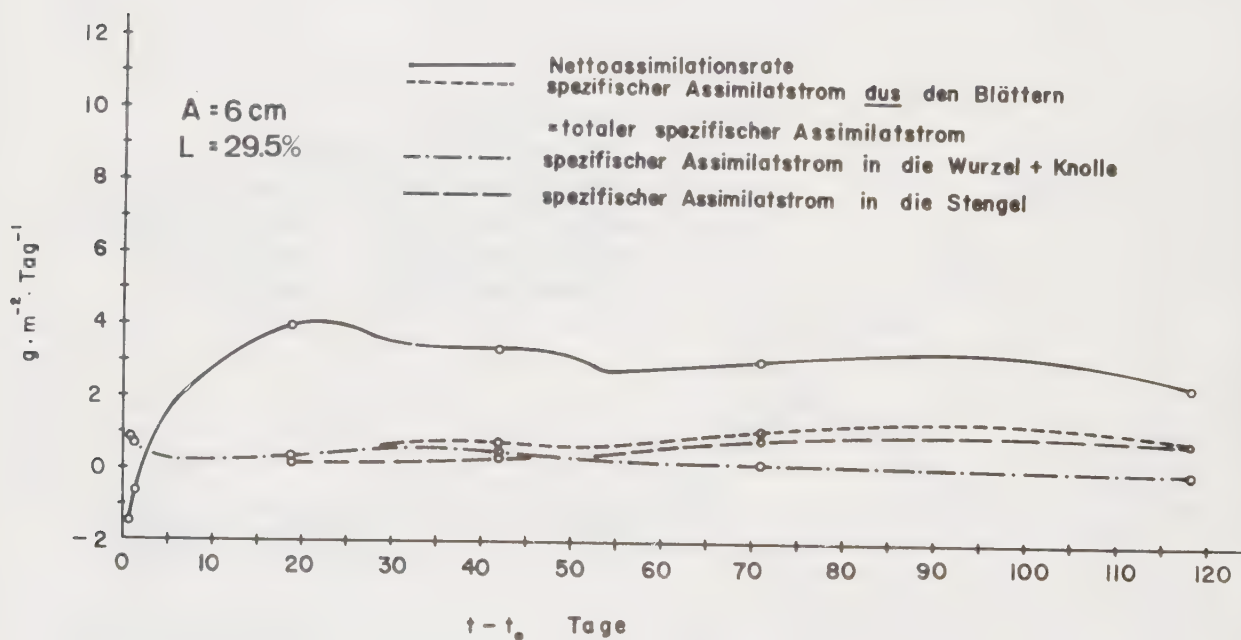
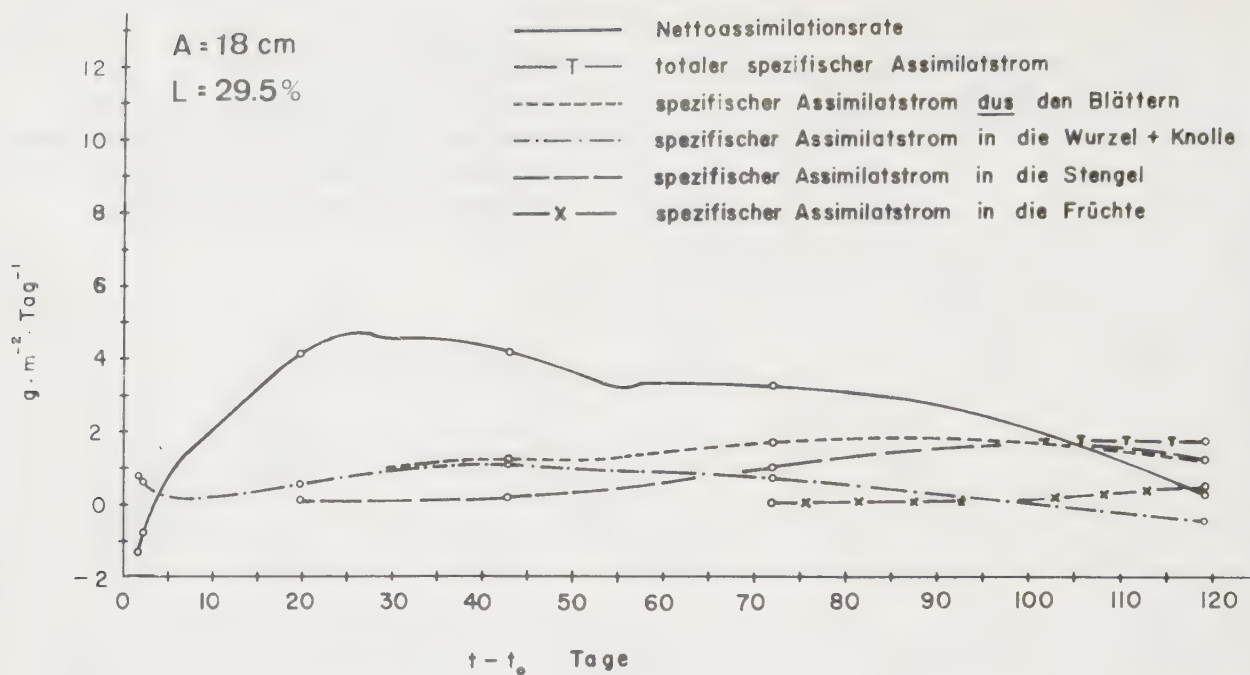


Abb. 29 Zeitlicher Verlauf der Nettoassimilationsrate und der spezifischen Assimilatströme in Radieschen bei verschiedenen Pflanzenabständen. Resultate aus Versuch Nr. 4.

Abb. 30 Zeitlicher Verlauf der Nettoassimilationsrate und der spezifischen Assimilatröme im Radieschen bei verschiedenen Pflanzenabständen (A) und Lichtsummen (L). Resultate aus Versuch Nr. 5.

Der Transport in die Früchte ist in die Darstellungen für 30 % der Lichtsumme und 2 und 6 cm Pflanzenabstand nicht aufgenommen worden, weil die Werte sehr klein waren. Am Ende der Untersuchungsperiode betrugen sie $0,06 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ für 2 cm und $0,13 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ für 6 cm Pflanzenabstand.

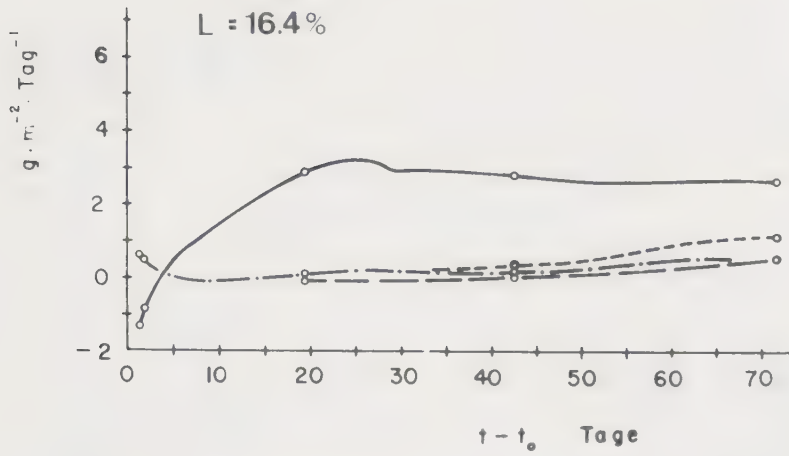
g · m⁻² · Tagg · m⁻² · Tagg · m⁻² · Tag



- Nettoassimilationsrate
- - - spezifischer Assimilatstrom aus den Blättern
- = totaler spezifischer Assimilatstrom
- · - · - spezifischer Assimilatstrom in die Wurzel + Knolle
- — — spezifischer Assimilatstrom in die Stengel

A = 18 cm

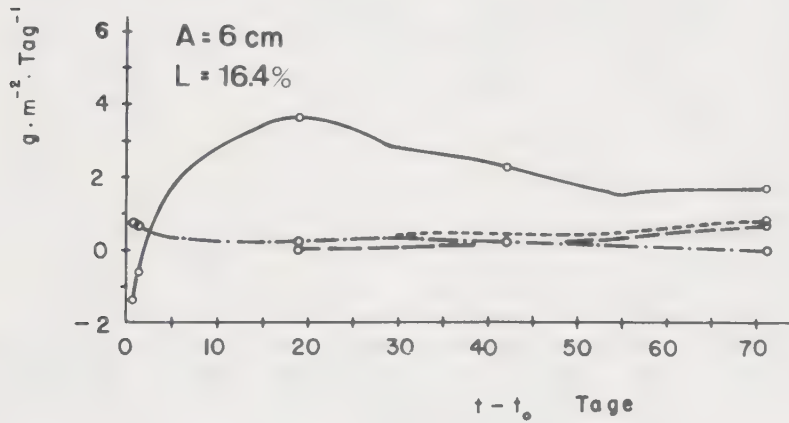
L = 16.4%



- Nettoassimilationsrate
- - - spezifischer Assimilatstrom aus den Blättern
- = totaler spezifischer Assimilatstrom
- · - · - spezifischer Assimilatstrom in die Wurzel + Knolle
- — — spezifischer Assimilatstrom in die Stengel

A = 6 cm

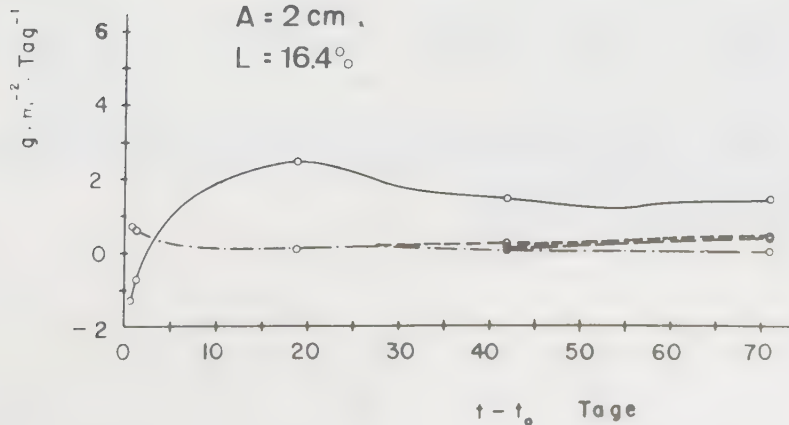
L = 16.4%



- Nettoassimilationsrate
- - - spezifischer Assimilatstrom aus den Blättern
- = totaler spezifischer Assimilatstrom
- · - · - spezifischer Assimilatstrom in die Wurzel + Knolle
- — — spezifischer Assimilatstrom in die Stengel

A = 2 cm

L = 16.4%



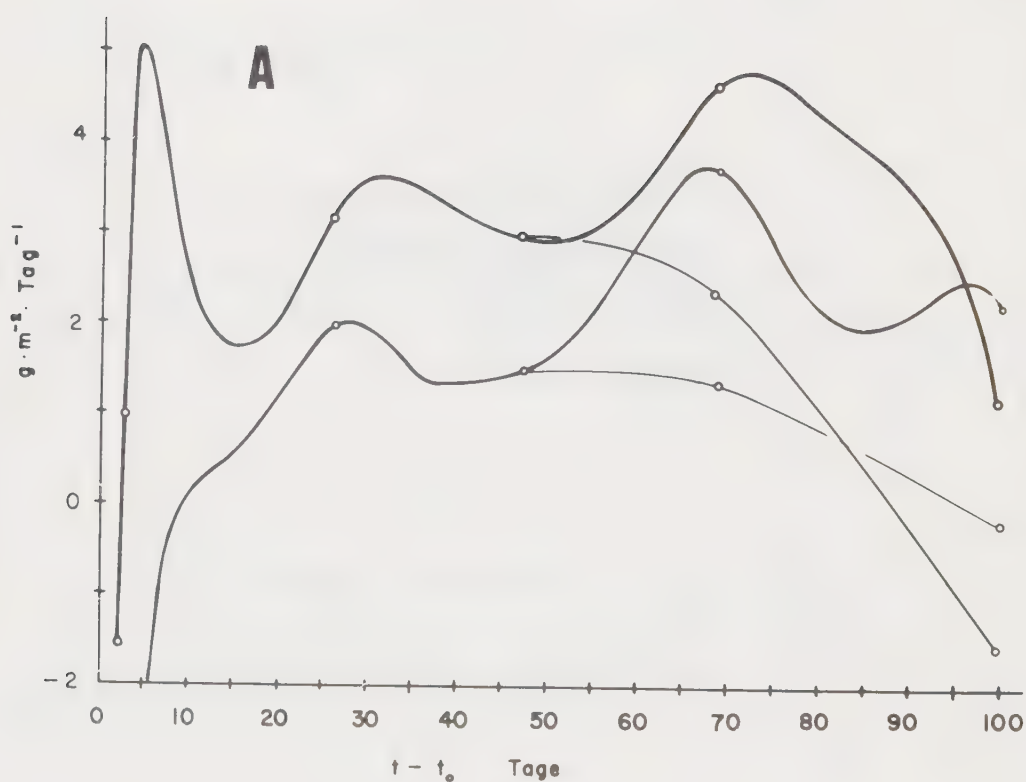
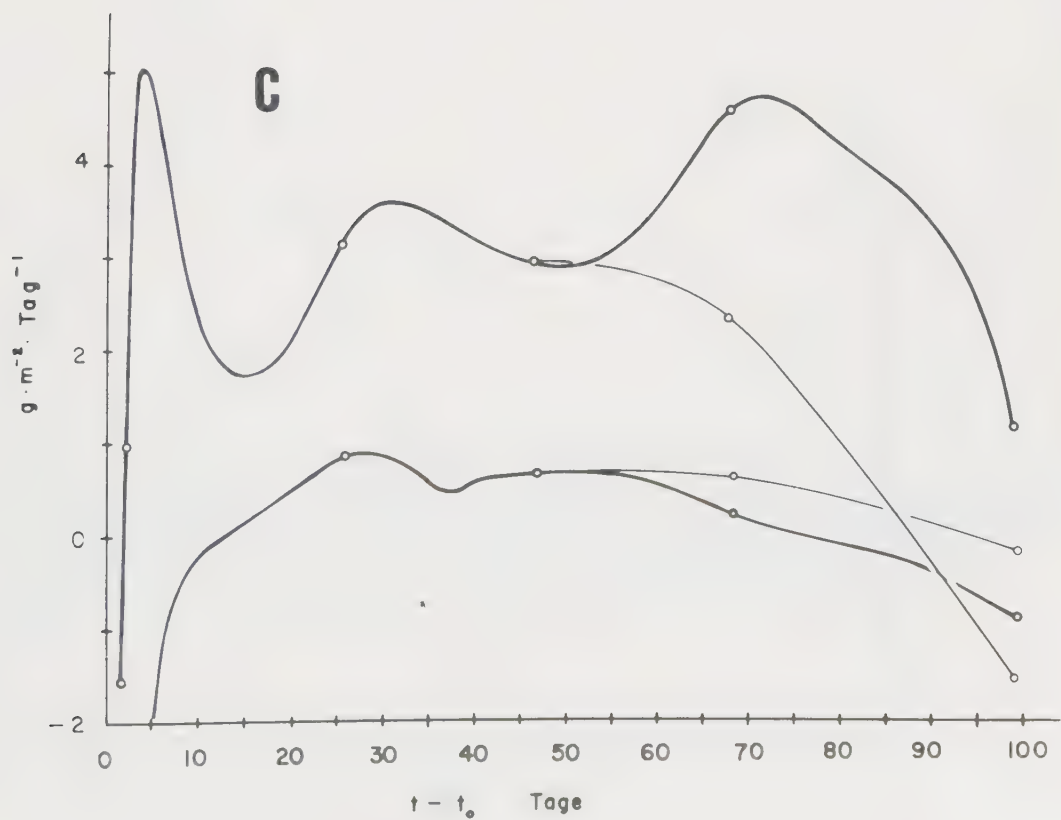
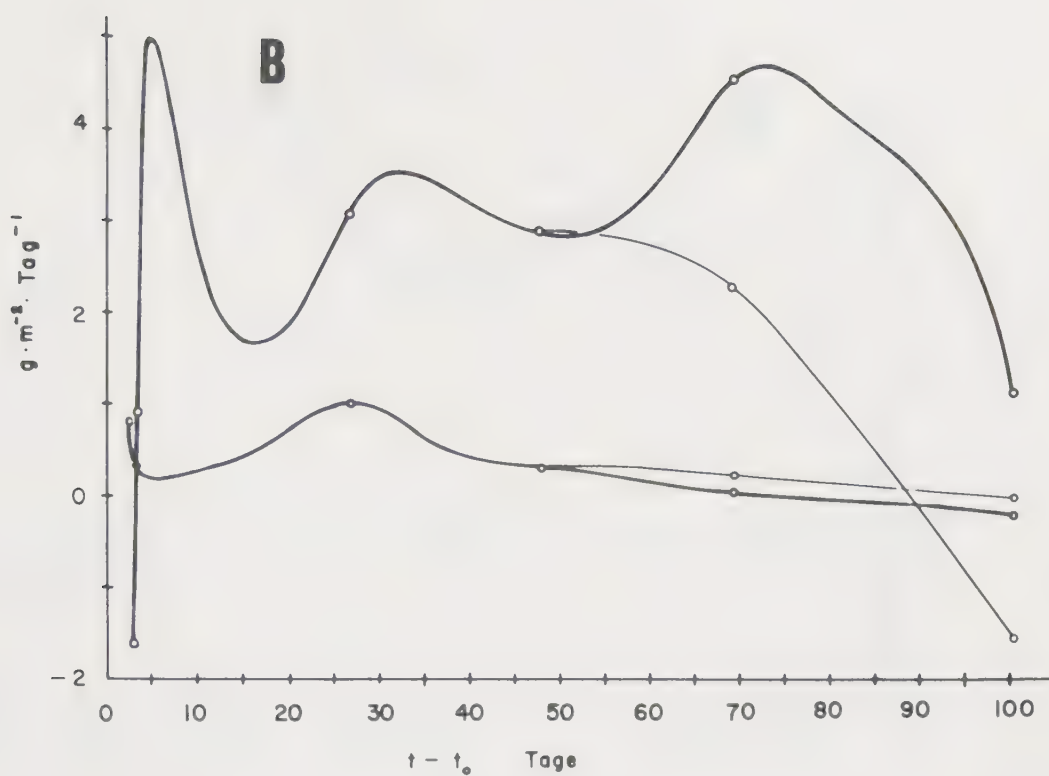
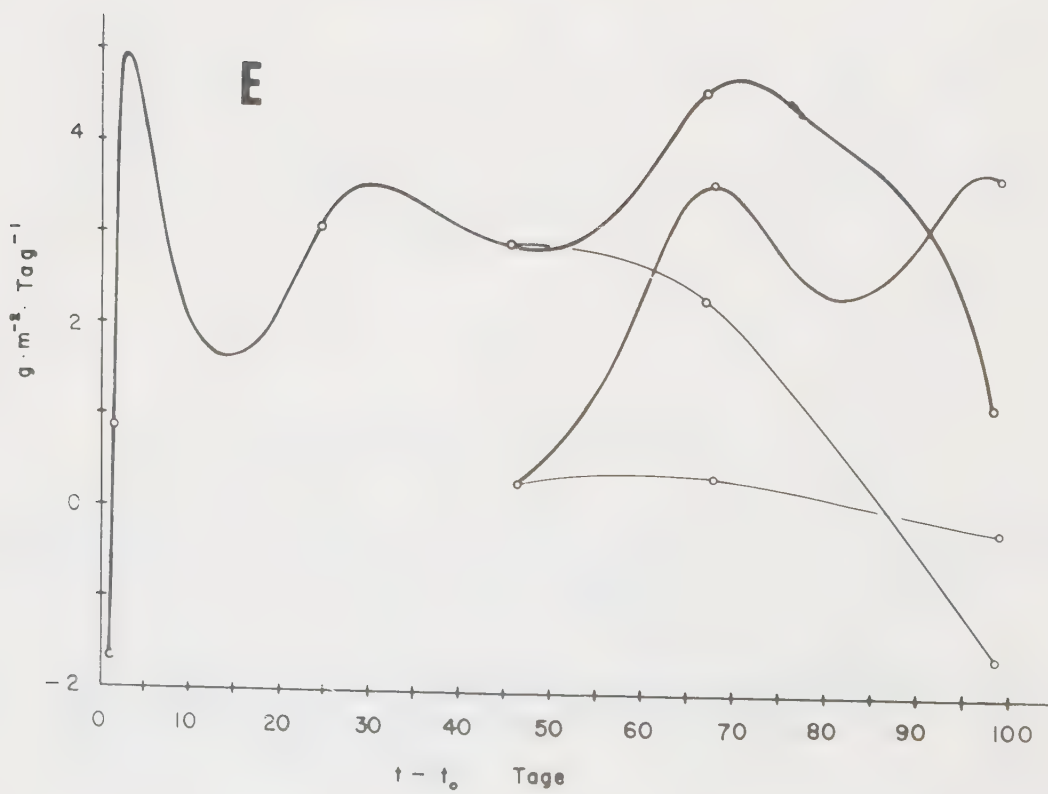
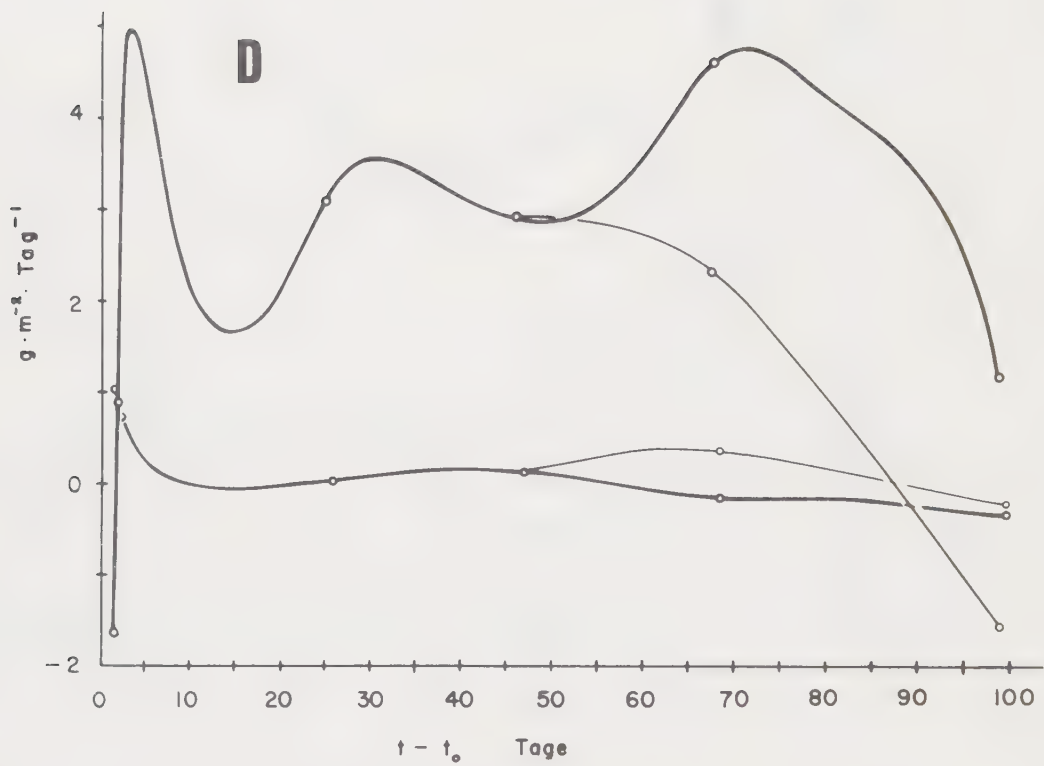


Abb. 31 Vergleich des zeitlichen Verlaufs der Nettoassimilationsrate mit dem der spezifischen Assimilatströme in der Buschbohne.
A: Vergleich mit dem spezifischen Assimilatstrom aus den Blattspreiten,
B: mit dem in die Wurzel, c: mit dem in die Stengel + Kot.
D: mit dem in die Blattstiele und E: mit dem in die Früchte.
Dicke Linien: ohne Unterdrückung der Fruchtbildung, dünne Linien: mit Unterdrückung der Fruchtbildung.
Resultate aus Versuch Nr. 6.





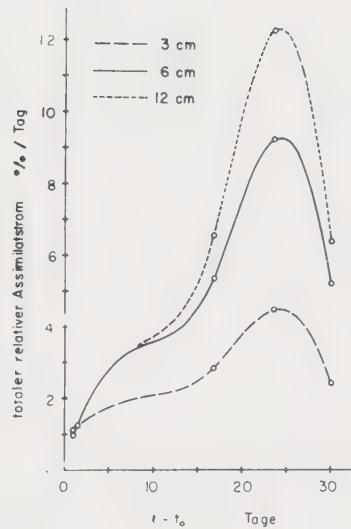


Abb. 32 Zeitlicher Verlauf der relativen Assimilatströme im Radieschen bei verschiedenen Pflanzenabständen. Da die Quelle nur die Blätter und der Sink nur die Knolle + Wurzel umfasste, stimmt der Assimilatstrom aus den Blättern mit demjenigen in die Knolle + Wurzel und dem totalen Assimilatstrom überein.
Resultate aus Versuch Nr. 3.

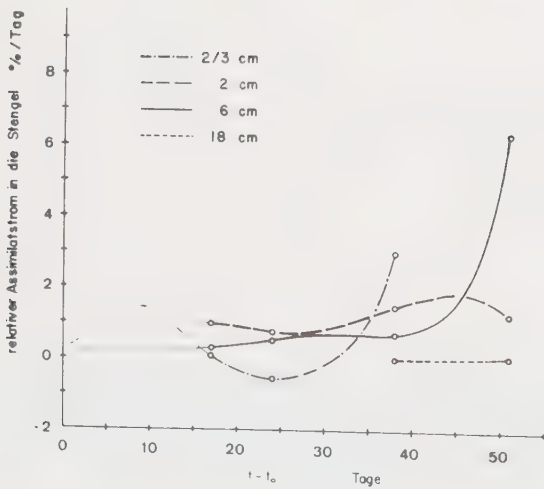
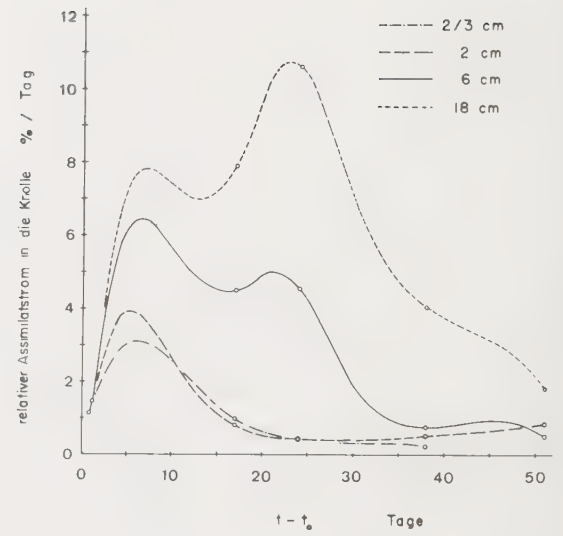
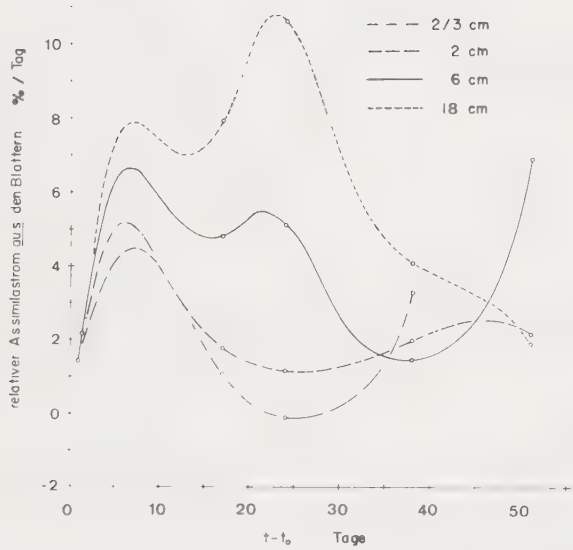


Abb. 33 Zeitlicher Verlauf der relativen Assimilatströme im Radieschen bei verschiedenen Pflanzenabständen. Der totale relative Assimilatstrom stimmt mit dem Assimilatstrom aus den Blättern überein.
Resultate aus Versuch Nr. 4.

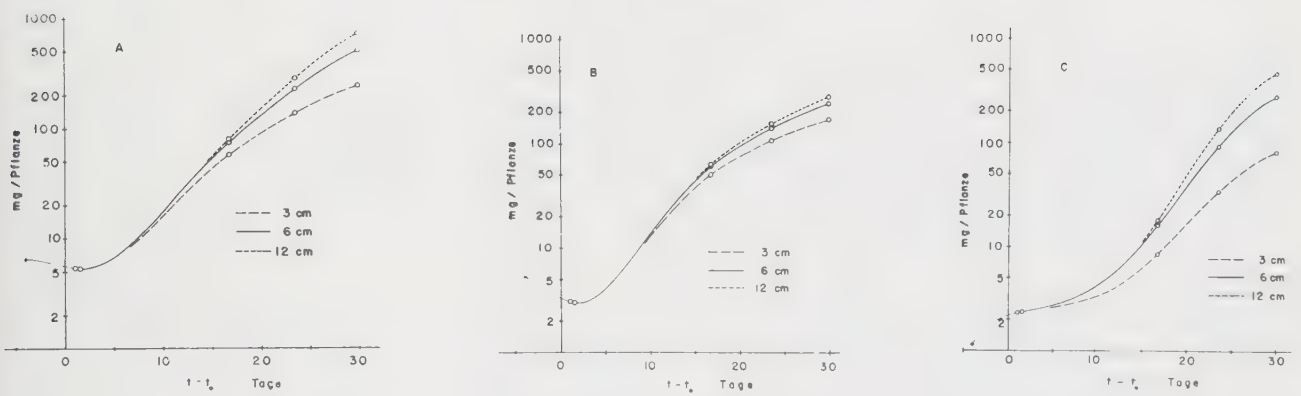


Abb. 34 Zeitlicher Verlauf der Trockenmasse der ganzen Pflanze (A), der Blätter (B) und der Wurzel + Knolle (C) des Radieschens bei verschiedenen Pflanzenabständen. Resultate aus Versuch Nr. 3.
+ = Trockenmasse des Samens bzw. des Organs im Samen.
Ordinate logarithmisch.

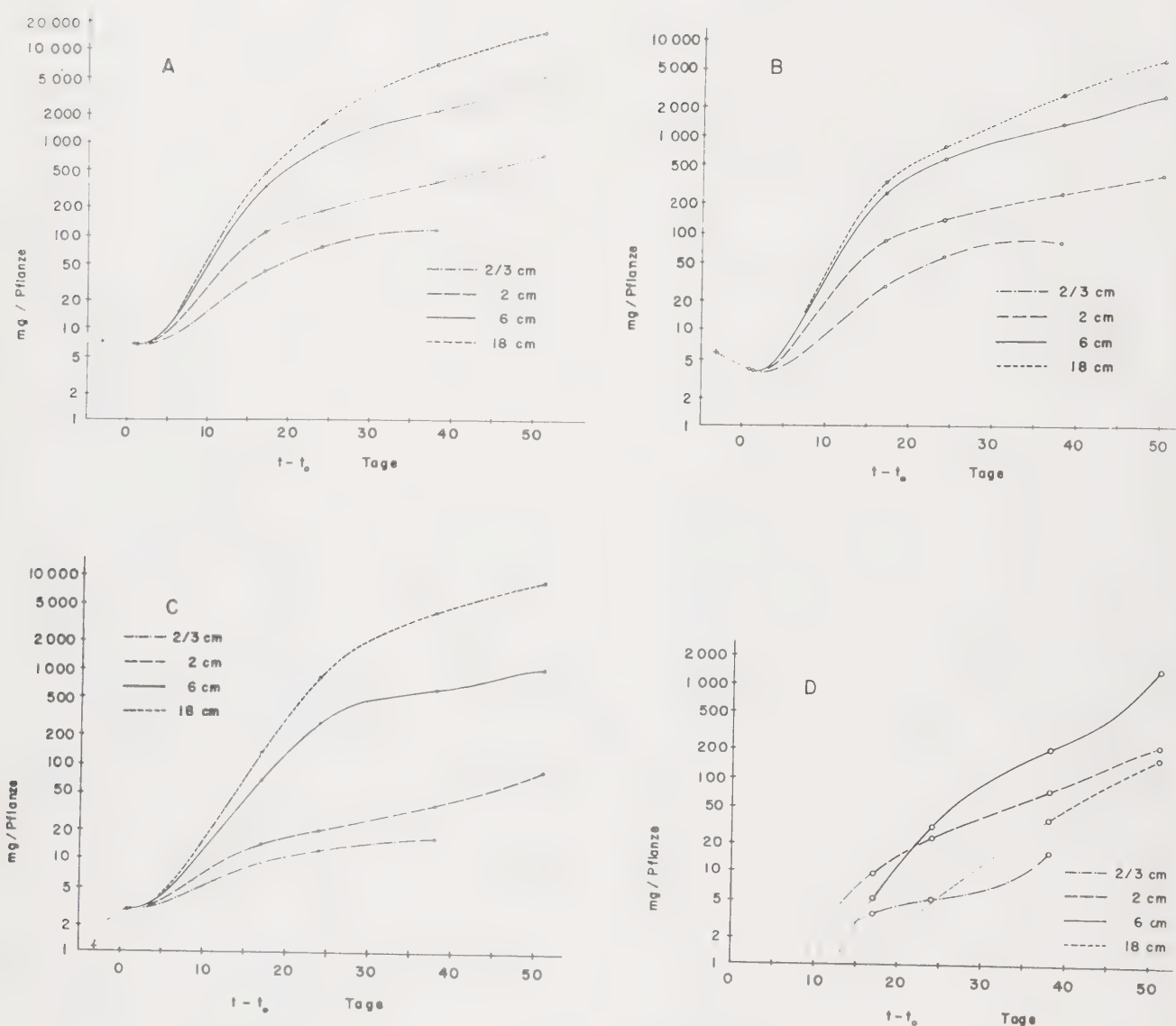


Abb. 35 Zeitlicher Verlauf der Trockenmasse der ganzen Pflanze (A), der Blätter (B), der Wurzel + Knolle (C) und der Stengel (D) des Radieschens bei verschiedenen Pflanzenabständen. Resultate aus Versuch Nr. 4. Extrapolierter Teil der Kurven dünn.

+ = Trockenmasse des Samens bzw. des Organs im Samen.

Ordinate logarithmisch.

Tabelle 12 Trockenmasse der Organe und der ganzen Pflanze in mg/Pflanze und halbe grüne Oberfläche (BF) der ganzen Pflanze in cm²/Pflanze zu den 4 Erntezeitpunkten (t - t₀ = 19, 43, 71 und 119 Tage) und 7 Tage vor der 1. Ernte. Resultate aus Versuch Nr. 5.

ORGAN	ERNTE NR.	0			1			2			3			4		
	% ABSTAND LICHT = cm SUMME	2	6	18	2	6	18	2	6	18	2	6	18	2	6	18
KNOLLE	16.4	252	279	233	267	371	255	58	399	191	83	887	336.3			
	29.5	294	251	246	349	321	329	67	574	106.3	140	1340	7879	164	1929	961
	100	421	624	325	769	1879	686	496	5731	15812	830	8219	47980	958	9673	5138
STENGEL	16.4	017	027	013	05	104	037	8	394	124	414	3364	3339			
	29.5	018	027	017	057	105	054	105	449	268	710	4119	703.7	2006	15316	3593
	100	018	025	018	059	108	065	132	537	600	1538	9619	30281	3322	2584	9288
BLÄTTER	16.4	52	707	47	102	192	94	505	2456	485	118	634	10767			
	29.5	513	657	53	121	171	123	541	2733	3265	1440	6767	7886	2328	14316	3275
	100	812	1125	83	220	450	291	698	4078	112	1654	9384	38896	249	10438	5126
FRÜCHT	16.4							0	01	0	0	149	20			
	29.5							0	02	0	28	266	38	98	263	376
	100							01	03	0.8	13	351	1124	66	5667	2555
TOTAL	16.4	789	1013	72	134	240	123	644	325	1801	1615	1074	17489			
	29.5	885	935	79	162	214	162	713	3757	4596	2318	12492	3284	4595	32823	8204
	100	1251	1774	151	303	649	367	327	10348	2754	4134	27573	1829	7428	5623	2206
BF	16.4	25	34	23	43	85	39	223	109	642	31	2038	369			
	29.5	27	31	25	49	71	49	229	1134	1288	479	2404	5447	424	3077	7764
	100	33	46	33	67	136	87	201	1125	2596	419	2372	8761	327	2718	690

Tabelle 13 Prozentuale Anteile der Organe und der ganzen Pflanze am Ertrag, der sich zu den 4 Erntezeitpunkten ($t - t_0 = 19, 43, 71$ und 119 Tage) unter der günstigsten der 6 Umweltbedingungen ergab.
 Resultate aus Versuch Nr. 5.

ORGAN	ERNTE NR.	1			2			3			4		
	ABSTAND												
	% LICHT= cm SUMME	2	6	18	2	6	18	2	6	18	2	6	18
KNOLLE	16.4	41	57	39	02	15	07	01	08	28			
	29.5	54	49	51	02	21	39	01	11	67	01	10	44
	100.	117	129	106	18	208	57.5	07	70	405	04	44	232
STENGEL	16.4	08	16	06	03	14	05	04	28	28			
	29.5	09	16	08	04	16	10	06	35	60	09	69	163
	100.	09	17	10	05	20	22	13	81	277	15	17	420
BLÄTTER	16.4	157	296	145	18	93	54	09	54	91			
	29.5	186	264	19	2	99	119	12	57	151	11	66	148
	100.	339	695	449	25	148	404	14	79	329	11	47	232
FRÜCHTE	16.4							0	01	0			
	29.5							0	02	0	0	06	17
	100.							01	03	1	03	26	116
TOTAL	16.4	206	369	19	23	118	65	14	91	148			
	29.5	249	33	249	26	136	167	20	106	278	21	149	372
	100.	466	100	565	48	376	100	35	233	100	34	234	00

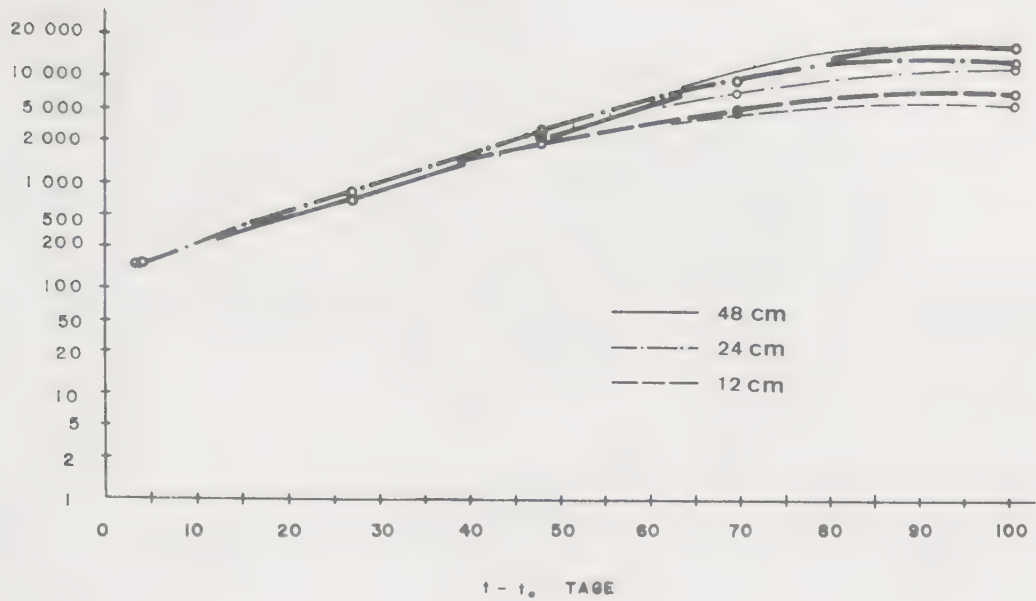


Abb. 36a

Zeitlicher Verlauf der Trockenmasse ganzer Pflanzen der Buschbohne bei verschiedenen Pflanzenabständen.
Dicke Linien: mit Unterdrückung der Fruchtbildung.
Dünne Linien: ohne Unterdrückung der Fruchtbildung.

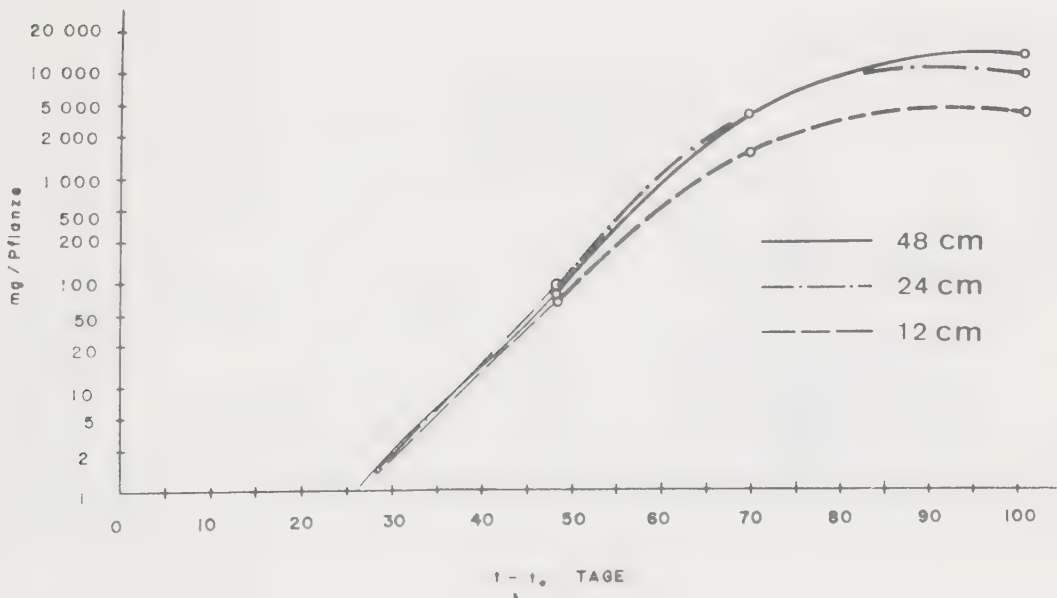


Abb. 36b

Zeitlicher Verlauf der Trockenmasse der Früchte der Buschbohne bei verschiedenen Pflanzenabständen.
Resultate aus Versuch Nr. 6, ohne Unterdrückung der Fruchtbildung.

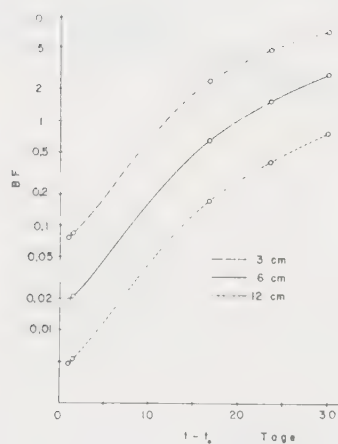


Abb. 37 Zeitlicher Verlauf des Blattflächenindexes in Populationen des Radieschens bei verschiedenen Pflanzenabständen. Resultate aus Versuch Nr. 3.

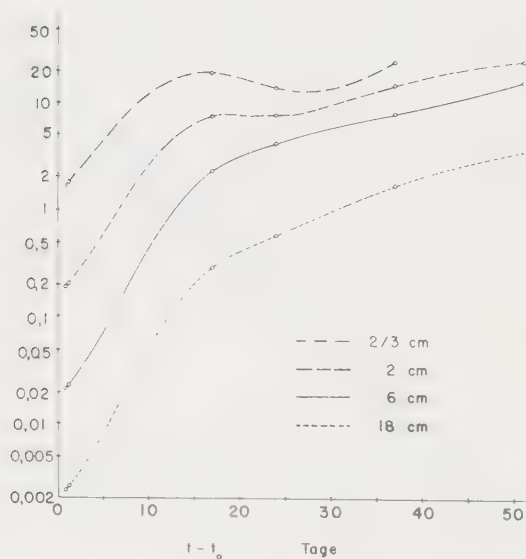


Abb. 38 Zeitlicher Verlauf der halben grünen Oberfläche pro Bodenfläche in Populationen des Radieschens bei verschiedenen Pflanzenabständen. Resultate aus Versuch Nr. 4.

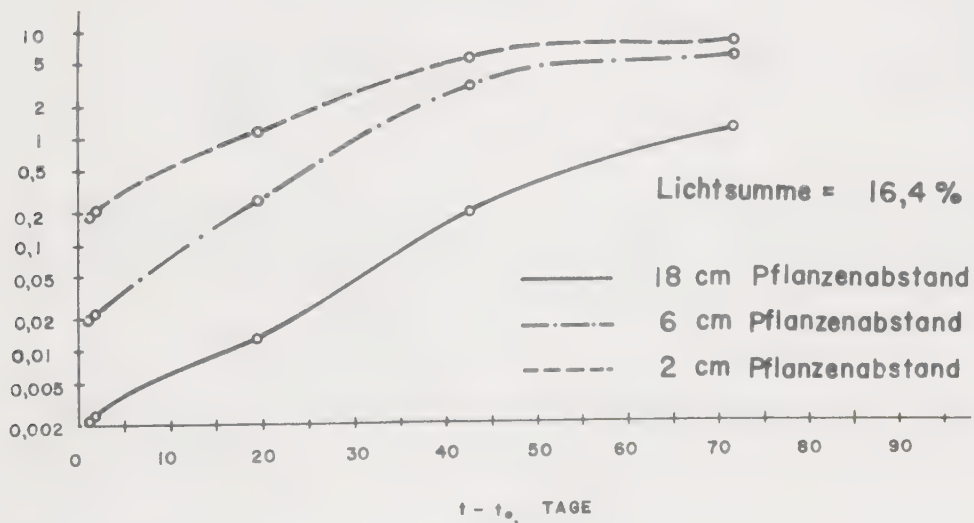
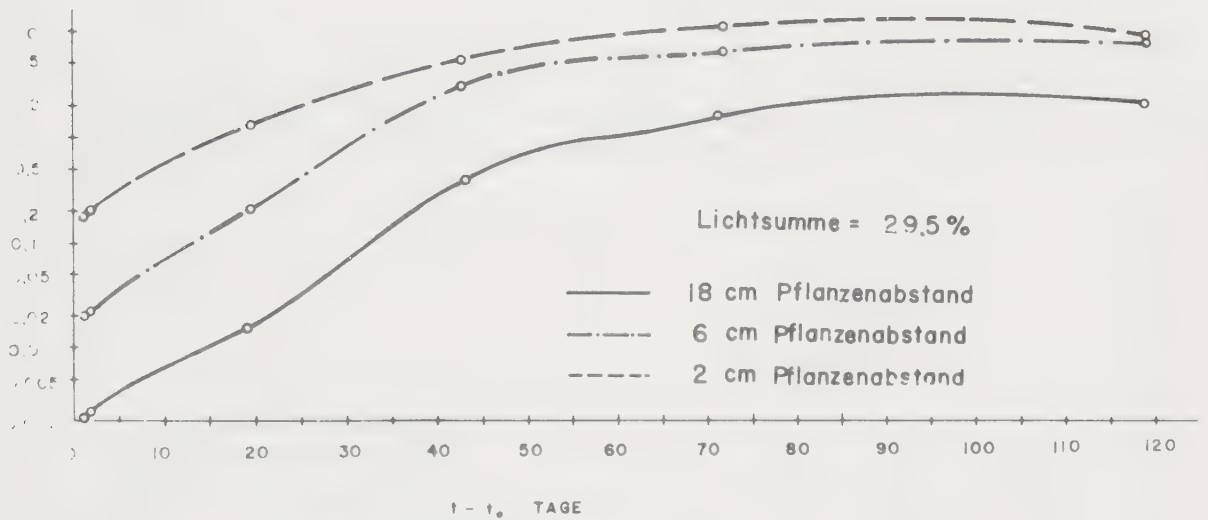
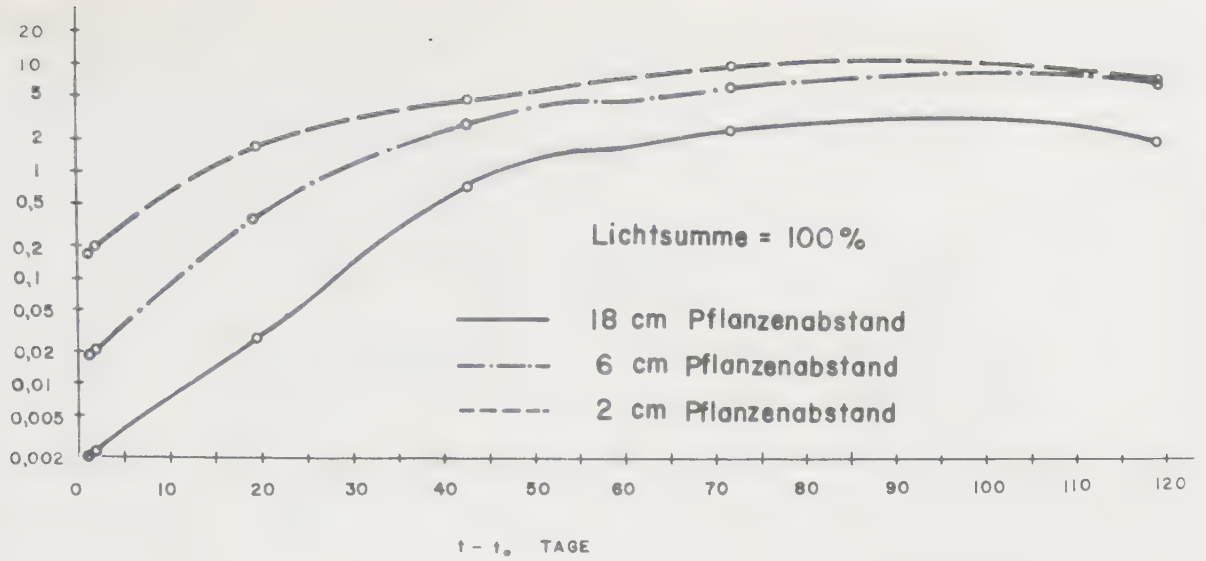


Abb. 39 Zeitlicher Verlauf der halben grünen Oberfläche pro Bodenfläche in Populationen des Radieschens bei verschiedenen Pflanzenabständen und Lichtsummen. Resultate aus Versuch Nr. 5.

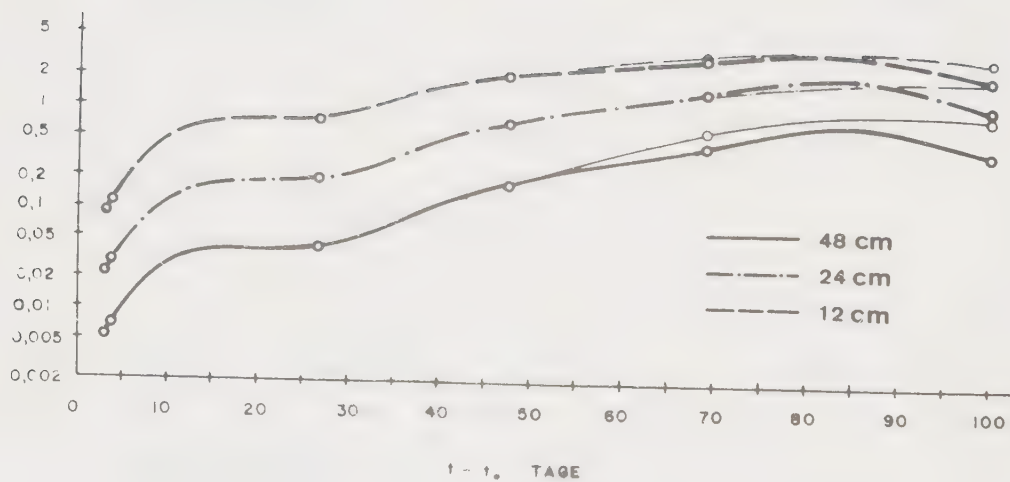


Abb. 40 Zeitlicher Verlauf der halben grünen Oberfläche von Populationen der Buschbohne pro Bodenfläche bei verschiedenen Pflanzenabständen. Dicke Linien: ohne Unterdrückung der Fruchtbildung, dünne Linien: mit Unterdrückung der Fruchtbildung.
Resultate aus Versuch Nr. 6.

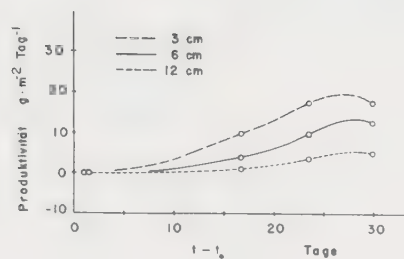


Abb. 41 Zeitlicher Verlauf der Produktivität der Populationen des Radieschens bei verschiedenen Pflanzenabständen. Resultate aus Versuch Nr. 3.

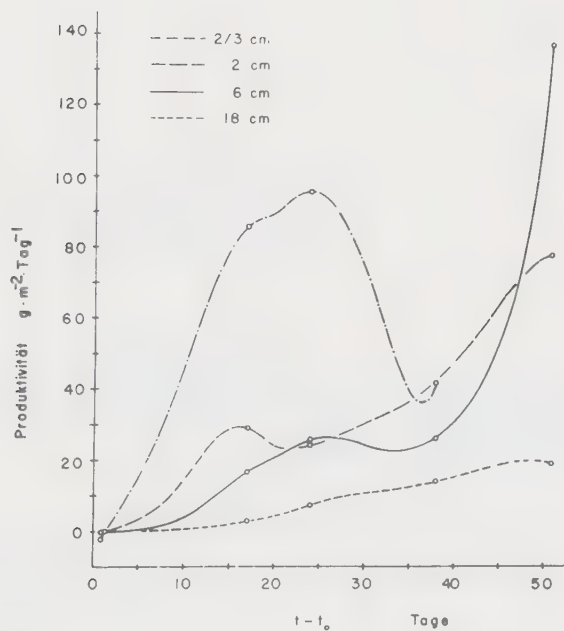


Abb. 42 Wie Abb. 41. Resultate aus Versuch Nr. 4.

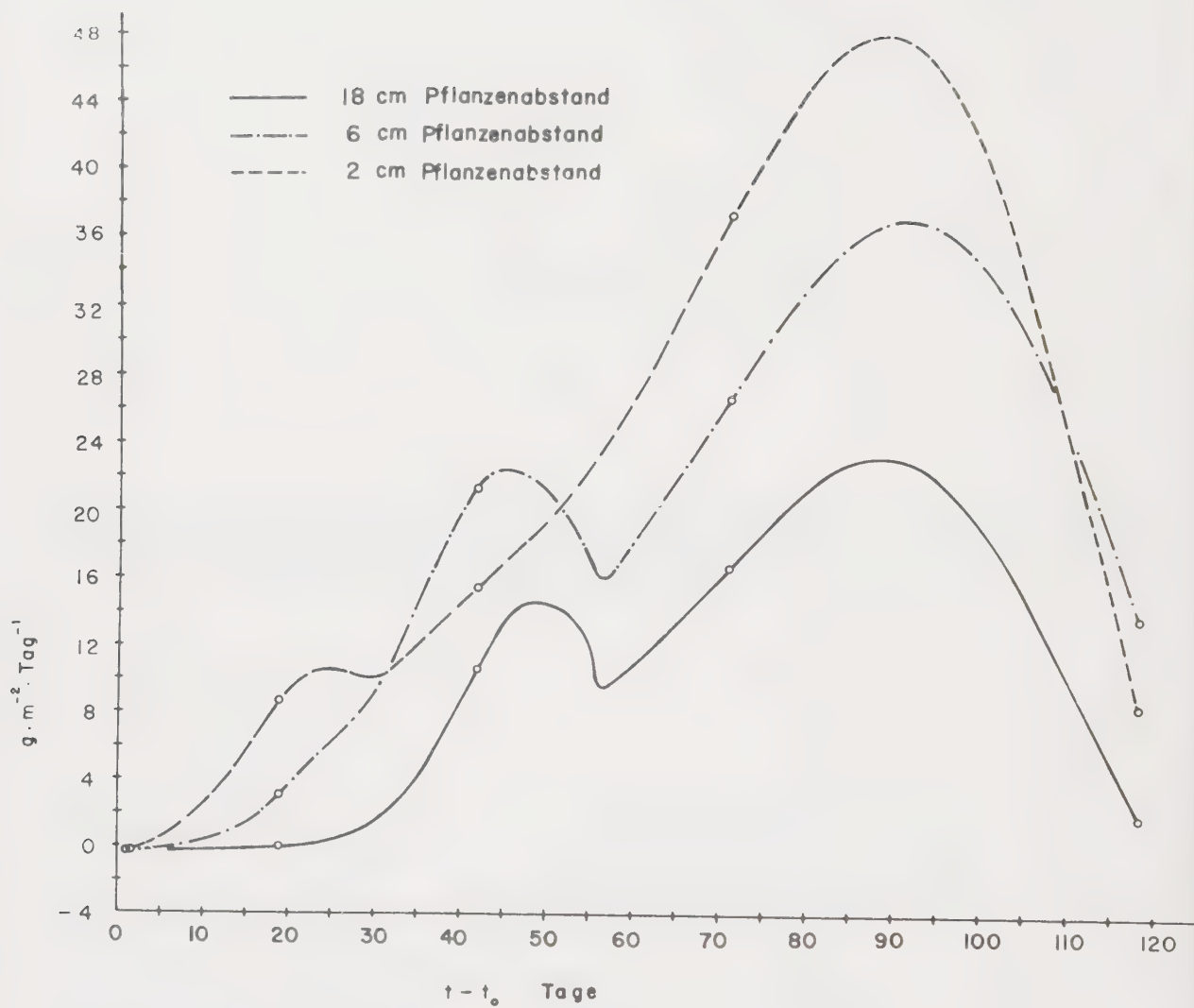
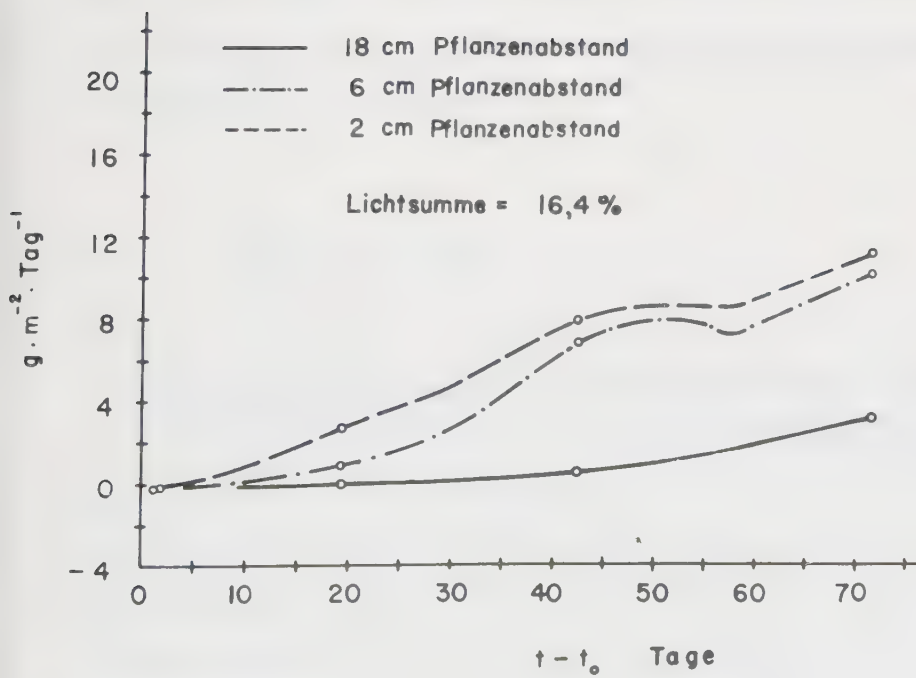
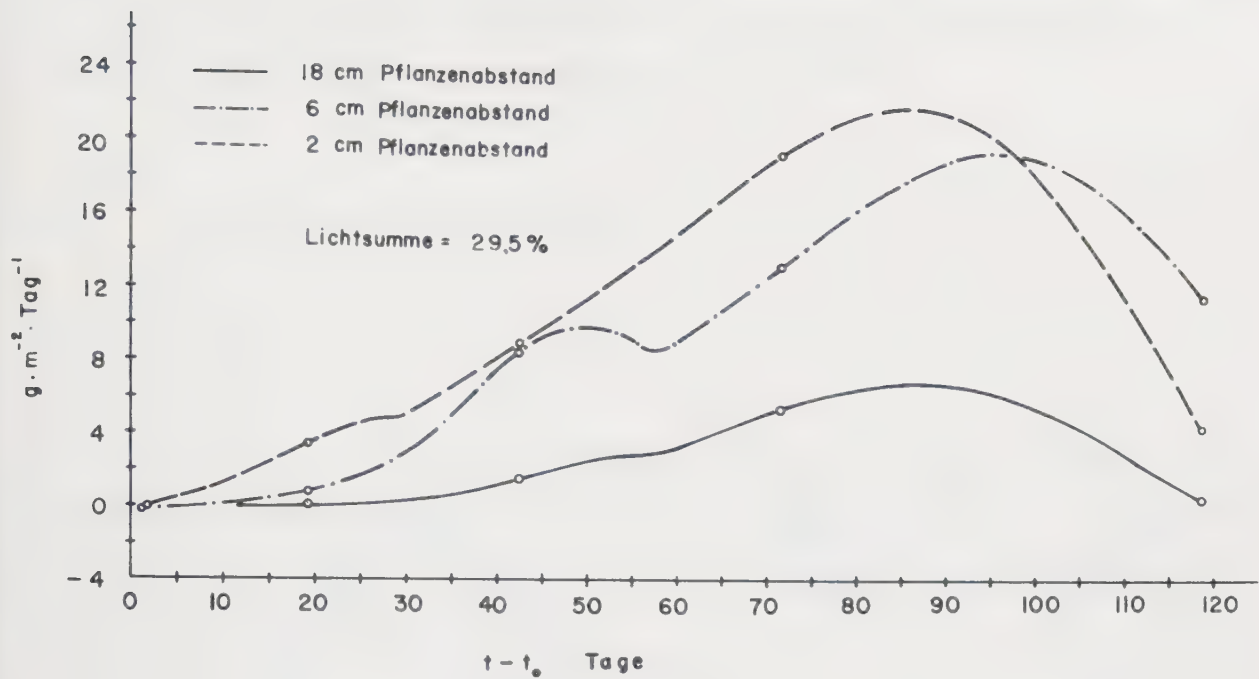


Abb. 43 Zeitlicher Verlauf der Produktivität der Populationen des Radieschens bei verschiedenen Pflanzenabständen und Lichtsummen.
Resultate aus Versuch Nr. 5.



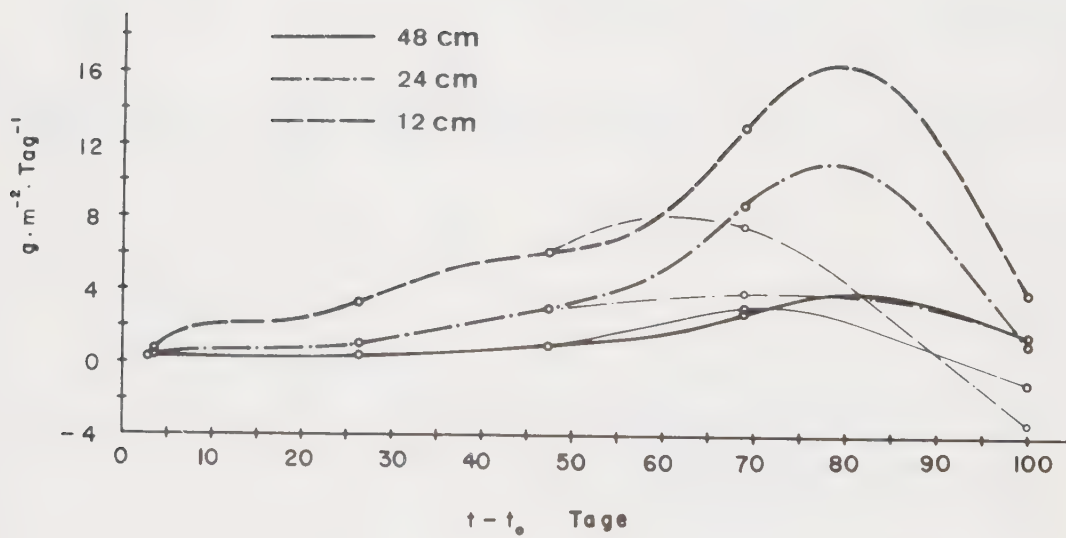


Abb. 44 Zeitlicher Verlauf der Produktivität der Populationen der Buschbohne bei verschiedenen Pflanzenabständen.
Legende wie Abb. 32.

4. DISKUSSION

Im vorliegenden Kapitel setzen wir es uns zum Ziele Modellvorstellungen der Beeinflussung der E durch die beiden Umweltfaktoren Lichtsumme und Pflanzenabstand sowie durch die Assimilatverteilung in der Pflanze zu entwickeln.

4.1 WIRKUNGEN AEUSSERER FAKTOREN

4.1.1 Beeinflussung der Nettoassimilationsrate durch die Lichtsumme

Das Licht wirkt in doppeltem Sinne auf die Entwicklung der Pflanze: zum einen wird seine Energie für die Lichtreaktionen der Photosynthese verwendet, zum andern wirkt es als Reiz. Dieser verursacht im wesentlichen die Photomorphosen und ermöglicht die photoperiodische Kontrolle des Wachstums. Im übrigen muss beachtet werden, dass nicht jeder Spektralbereich in gleichem Sinne wirksam ist: die Chromatophorenpigmente absorbieren bevorzugt die blauen und roten Strahlungsanteile, das Phytochromsystem das Dunkelrot. Diesen Eigenschaften des Lichtes muss beim Vergleich der mit verschiedenen Methoden erzielten Ergebnissen Rechnung getragen werden. Im weitem muss zwischen Abhängigkeiten von der Lichtintensität und der Lichtsumme unterschieden werden, wenn die Strahlungsintensität variabel ist.

4.1.1.1 Methoden und Ergebnisse anderer Autoren

Bis in die 50er Jahre war es üblich die Wirkungen der Sonnenstrahlung durch Schattieren zu untersuchen. Blackman und Wilson (1951) haben Populationen von 10 verwandtschaftlich und bezüglich Lichtbedürfnis unterschiedliche Arten teils mit Hilfe gelochter Metallplatten, teils mit Hilfe von Musselin schattiert. Jeweils mittags, aber nur wenn von blossen Auge keine Schatten wahrnehmbar waren, wurde die Lichtintensität unter den Abdeckungen gemessen. Die Autoren fanden, dass sich der Zusammenhang zwischen E und dem Logarithmus der so gemessenen Lichtintensität bei allen 10 Arten durch eine Gerade darstellen lässt. Die auf diese Weise präsentierten Ergebnisse lassen sich schwer

mit den von uns in Abhängigkeit der Lichtsumme gegebenen vergleichen. Da der Anteil des Schattens, der von Abdeckungen geworfen wird, deren Dicke im Vergleich zum Durchmesser der Aussparungen nicht klein ist, mit zunehmender Abweichung des Sonnenstands von der Kulmination zunimmt, war der Anteil der Lichtsumme unter den Abdeckungen an der vollen geringer als der Anteil der Intensität am Mittag unter den Abdeckungen an der Intensität über ihnen. Der Unterschied der beiden Anteile dürfte vor allem für die Baumwollgewebe beträchtlich sein. Die Abweichung wird noch gesteigert dadurch, dass der Anteil des Streulichts, das seitlich unter die Abdeckungen gelangt, bei klarem Himmel kleiner ist als bei trübem. Die von Blackman und Wilson gewählten Prozentsätze sind also grösser als die der Lichtsumme. Die Abweichung zwischen den beiden Grössen nimmt mit zunehmend starker Beschattung zu und dürfte genügen um bei Darstellung in Abhängigkeit der Lichtsumme zu Zusammenhängen zu führen, die teilweise mit unseren übereinstimmen.

Dank Verbesserungen der Technik der Gaswechsellmessung und der Erleichterung statistischer Auswertungen durch Verwendung von Elektronenrechnern, ist die Assimilationsleistung von Pflanzenpopulationen im Freien in den letzten Jahren immer mehr durch die CO_2 -Aufnahme ausgedrückt worden. Da die Methode für Untersuchungen über längere Zeiträume sehr aufwendig ist, beschränkte man die Messungen auf einzelne Tage. Innerhalb eines Tages verändert sich die Assimilationsfläche des Bestandes so unwesentlich, dass sich die E von der Produktivität durch einen konstanten Faktor unterscheidet. Man erhält so auch ohne Kenntnis der mühsam zu bestimmenden Blattflächen ein gutes Bild des Verhaltens der Pflanzenpopulationen in Abhängigkeit der sich im Laufe des Tages verändernden Umweltbedingungen, deren Wirkungen sich durch multiple Regressionen ausdrücken lassen. Zur Kennzeichnung der Pflanzendecken schlugen Hesketh und Baker (1967) in Anbetracht der grossen Bedeutung der Lichtintensität für die C-Assimilation die durch die Pflanzenpopulation aufgefangene Lichtintensität vor. In Untersuchungen, in denen der von den Pflanzenbeständen im Laufe des Tages variable Anteil der aufgefangenen an der einstrahlten Lichtintensität keine Berücksichtigung findet, dürften der BFI oder der AFI weiterhin ihre Bedeutung beibehalten, weil sie den Pflanzenbestand umfassender beschreiben und auch die Bestimmung des Anteils der absorbierten Lichtsumme aufwendig ist.

Eine umfassende Arbeit unter Anwendung der Gaswechsellmethode ist von Murata (1961) an Reispopulationen durchgeführt worden. Er fand, dass sich die Abhängigkeit der Photo-

synthese P_s eines Reisbestands von der Lichtintensität I in der Horizontalebene über dem Bestand durch den hyperbolischen Zusammenhang

$$P_s = b \cdot I / (1 + a \cdot I) = (I \cdot b/a) / (1/a + I) \quad (14)$$

ausdrücken lässt, wenn I (ungefähr am Mittag) 80 klux erreicht. a und b sind Konstanten, die durch das Entwicklungsstadium und die Pflanzendichte bestimmt werden. b/a ist gleich der CO_2 -Aufnahme, die bei Lichtsättigung erreicht wird und $1/a$ gleich der Lichtintensität bei halbmaximaler P_s . Solche Sättigungskurven sind für die Photosynthese einzelner Blätter die Regel (s. Hesketh und Baker, 1967) und auch von Murata gefunden worden. Zu linearen Zusammenhängen zwischen der E und der Lichtintensität über dem Bestand gelangten Hesketh und Baker (1967) an der Baumwollpflanze. Die Geraden schneiden die E -Achse bei 40 °C Lufttemperatur unter, bei 20 °C über dem Nullpunkt. Da die vom Bestand aufgefangene Lichtintensität konstant über 93 % betrug, schlossen die Autoren, dass die E bezogen auf die vom Bestand absorbierte Lichtintensität konstant war. Dies trifft aber nur für Geraden durch den Ursprung zu. Lineare Zusammenhänge dieser Art haben die Autoren aus Daten bestimmt, die von Baker und Musgrave (1964) an Getreide und von Baker und Meyer (1966) an der Baumwollpflanze ermittelt worden waren. Hesketh und Baker (1967) haben durch einen Teil der von Murata (1961) veröffentlichten Daten, aus denen dieser den Zusammenhang (14) abgeleitet hatte, Regressionsgeraden gelegt. Diese erwiesen sich als gut angepasst und stimmen sowohl bezüglich der Lage des Schnittpunkts mit der E -Achse als auch bezüglich der Abhängigkeit ihrer Steigung vom Pflanzenalter auffällig mit den von uns in Abb. 19 dargestellten überein. Hesketh und Baker (1967) erklären den Verlauf der Geraden damit, dass die geringeren Lichtintensitäten (bei kleinerer Elevation der Sonne) durch den Bestand besser aufgefangen werden.

4.1.1.2 Deutung unserer Ergebnisse

Die Vorteile des Schattierens gegenüber Untersuchungen in Abhängigkeit der natürlich veränderten Lichtintensität liegen darin, dass erstens der relative Anteil der den Pflanzenbestand treffenden Lichtenergie an der über den Abdeckungen als zeitlich konstant aufgefasst werden kann und zweitens durch das Schattieren Bedingungen geschaffen werden,

die weitgehend mit denen für Pflanzen unter reduziertem Lichtgenuss in natürlichen Beständen übereinstimmen. Von Nachteil ist erstens, dass die konstant niedriger gehaltene Lichtintensität zu Anpassungen führt und demzufolge das Verhalten unterschiedlicher Pflanzen verglichen wird und zweitens, dass mit dem Schattieren noch andere Faktoren ausser der Lichtsumme verändert werden. Im weitem muss man beachten, dass, wie übrigens auch bei natürlich variiertem Lichtintensität, der Charakter des Lichtes verändert wird.

Aus Abb. 45 entnimmt man, dass zwei Anpassungen der Pflanzen an die unterschiedlichen Bedingungen bei Schattieren Ursache für die Art des Zusammenhangs zwischen E und Lichtsumme sein können. Zum einen kann die Organisation der Blätter im Schwachlicht eine Anpassung erfahren, die zu einer Kennlinie führt, die in Richtung einer Schattenpflanze verändert ist und zum andern ist es möglich, dass die Ausbildung des Sinks unterdrückt wird. In den Abb. 45 c und d sind mögliche Reaktionen auf direkte Sekundärwirkungen des Schattierens dargestellt. Die von uns verwendeten Abdeckungen warfen bei Sonnenschein einen Licht-Schatten-Raster, der sich mit dem Sonnenstand bewegte. Da sich zudem die Blätter infolge Luftzirkulation bewegten, wurden sie einer zeitlich rasch variierenden Lichtintensität ausgesetzt, die sich wenigstens zum Teil als intermittierende Strahlung, die vom Blatt besser ausgenützt werden kann, auffassen lässt. In Abb. 45 d ist gezeigt, dass die weitem Faktoren, die durch das Schattieren verändert werden, sowohl bei grosser, wie auch bei kleiner Intensität eine Steigerung der E induzieren können. Im weitem ist es möglich, dass der Assimilationsapparat des Radieschens so gestaltet ist, dass innerhalb des untersuchten Intensitätsbereichs Starklichtfaktoren, die nicht mit den in Abb. 45 b und d genannten übereinstimmen, solcherart begrenzend wirken, dass der in Abb. 45 e dargestellte Zusammenhang resultiert. Dass nicht eine gegenüber unschattierten Pflanzen relativ hohe E deshalb resultiert, weil bei geringerer Lichtintensität eine kleinere Assimilationsfläche mit geringerer Selbstbeschattung ausgebildet wird, geht aus den Ergebnissen (s. Tab. 12) hervor.

Da es nicht denkbar ist, dass die in den Abb. 45a, c und d dargestellten Ursachen eine im Laufe der Zeit so stark unterschiedliche Wirkung, wie sie in Abb. 19 zum Ausdruck kommt, auszuüben vermögen, bleibt, wenigstens für die im Moment der 2. Ernte extrem grossen Wirkungen, ein innerer Faktor die einzig mögliche Erklärung. Da zu diesem Zeitpunkt der Assimilattransport besonders grosse Werte annimmt, liegt es auf der Hand,

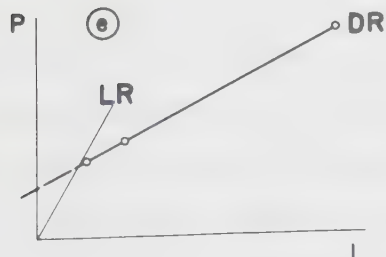
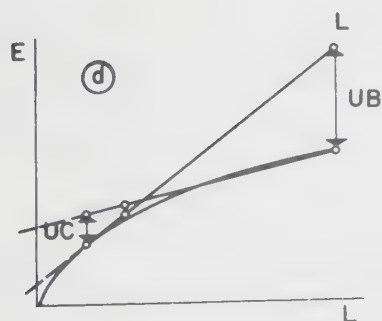
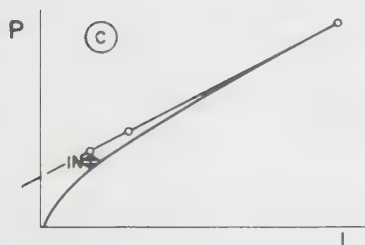
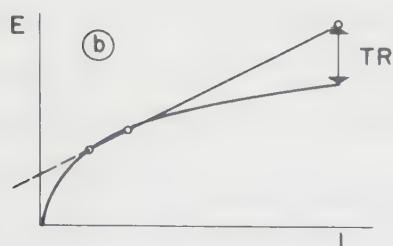
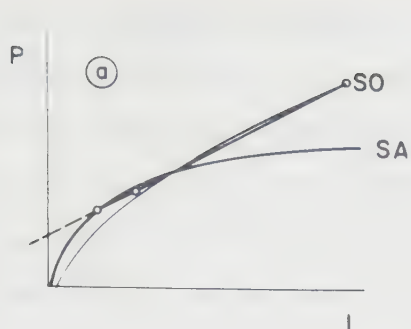


Abb. 45

Ursachen, die bei Schattierungen zu den in Abb. 19 dargestellten linearen Zusammenhänge zwischen E und der Lichtsumme führen können.

In a und b sind Folgen der bei geringer Intensität unterdrückten Photomorphosen (indirekte Sekundärwirkungen), in c und d Auswirkungen anderer Umweltfaktoren ausser der Lichtsumme (direkte Sekundärwirkungen) dargestellt, die durch das Schattieren verursacht werden.

- P = Photosynthese
- E = Nettoassimilationsrate
- I = Lichtintensität
- L = Lichtsumme
- SO = Kennlinie eines Starklichtblattes
- SA = Kennlinie eines Schwachlichtblattes
- TR = Steigerung durch Assimilat-transport
- IN = Erhöhte Photosynthese durch intermittierende Strahlung
- UB = Wirkungen vom Typus B
- UC = Wirkungen vom Typus C
- DR = Teil der Kennlinie für den die Starklichtfaktoren begrenzend wirken.
- LR = Teil der Kennlinie für den die Schwachlichtfaktoren begrenzend wirken.

Gebogene Kurven: Kennlinien, die für einzelne Blätter beobachtet werden.
Geraden: Regressionsgeraden von der in Abb. 19 dargestellten Art.

Als Wirkungen vom Typus B kommen in Betracht: grössere tägliche Temperaturamplituden, geringere Penetranz der Parasiten, höhere Bodentemperatur. Die Wirkungen vom Typus C gestatten der Pflanze eine ausgeprägtere Anpassung an die gleichmässigeren Umweltbedingungen wie: hohe relative Luftfeuchtigkeit, hohes Sorptionsvermögen des Bodens, Luft- und Bodentemperatur.

anzunehmen, dass Starklichtfaktor und Assimilattransport weitgehend identisch sind. Unweigerlich stellt sich die Frage, ob wenigstens in einzelnen Fällen der Assimilattransport ein solches Ausmass erreicht, dass Schwachlichtfaktoren begrenzend wirken. Die Ergebnisse in Abb. 19 lassen erwarten, dass dies bei vollem Lichte höchstens für die Stelle Nr. 2 bei 18 cm Pflanzenabstand zugetroffen haben kann. Die Möglichkeit der Prüfung der Frage ergibt sich auch durch Vergleich der Ergebnisse bei verschiedenen Abständen. An der Stelle Nr. 2 des Versuchs Nr. 5 betrugen für die beiden Pflanzenabstände 2 cm und 6 cm die AFI 5 und 3,1, die E $3,16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ und $7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ und der spezifische Assimilatstrom aus den Blättern $1,8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ und $4,6 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$. Das Verhältnis zwischen der bei 2 cm und 6 cm pro Assimilationsfläche aufgefangenen Lichtintensität betrug somit höchstens $3,1/5 = 62 \%$, das Verhältnis der E dagegen nur $3,16/7 = 45 \%$. Anscheinend kann in einzelnen Fällen bei grösserer Lichtintensität pro Assimilationsfläche infolge erhöhten Assimilattransports nicht nur wie oben ein gleich grosser Wert E pro Lichtintensität, sondern sogar ein grösserer resultieren. Dieser Umstand legt die Vermutung nahe, dass wenigstens in einzelnen Fällen auch bei schattierten Pflanzen nicht die Schwachlichtfaktoren begrenzend wirken.

Da die durch Schattieren geschaffenen Bedingungen weitgehend die in unteren Schichten der Pflanzenbestände herrschenden Bedingungen imitieren, können die in Abb. 45 genannten Erklärungen auch als Ursache dafür angesehen werden, dass der Zusammenhang zwischen der Produktivität ganzer Pflanzenbestände und der sie treffenden oder von ihnen aufgefangenen Lichtintensität im Gegensatz zu dem von Blättern linear verläuft (s.4.1.1.1).

4.1.2 Beeinflussung der Nettoassimilationsrate durch den Pflanzenabstand

Die durch Konkurrenz zwischen den Pflanzen bewirkten Reaktionen haben einen im Laufe der Zeit immer ausgeprägteren Unterschied in deren Bau und Grösse zur Folge, der schliesslich dazu führt, dass ein grosser Teil der Pflanzendecke durch eine kleine relative Zahl grösster Pflanzen gebildet wird. Die übrigen tragen nur einen kleinen Betrag zur Charakterisierung des Bestandes bei. Wird die Konkurrenz durch den Pflanzenabstand verursacht, so sind folgende Zusammenhänge zu erwarten: Die Unterschiede im Verhalten der Pflanzen verschieden dichter Bestände sind anfänglich gering und werden in der

Folge fast ausschliesslich gegenüber denen in grösster Dichte bemerkbar. Die Konkurrenz bewirkt, dass der Bestand allmählich im wesentlichen durch wenige grosse Pflanzen beschrieben wird, deren Umweltbedingungen ungefähr mit denen eines lockereren übereinstimmen. Als Konsequenz dieser Vorgänge bilden sich endlich Populationen aus, die in Richtung einer für die Pflanzenart spezifischen maximalen Pflanzendichte abgewandelt sind. Die Geschwindigkeit der Abwandlung hängt von ihrer Anpassungsfähigkeit und der Art ihres Anbaus und ihrer Pflege ab. Bei unserer "Synchronkultur-Technik" (s. 2.1.3.1) waren die durch ungleiche Startbedingungen verursachten Durchsetzungsunterschiede denkbar klein gehalten und die Wirkungen des Pflanzenabstands dementsprechend lange anhaltend.

Fördernde Wirkung grosser Pflanzendichte auf die E junger Bohnenpflanzen haben wir unter 3.2.1.2 genannt. Im folgenden prüfen wir, wie weit sich die Beeinflussung der E durch den Pflanzenabstand durch Konkurrenzwirkungen erklären lässt.

Aus den Ergebnissen des Versuchs Nr. 3 (s. Abb. 8) liest man, dass an der Stelle Nr. 0 offenbar erst Konkurrenz zwischen den Pflanzen im Abstand von 3 cm wirksam wurde. Eine Woche später machte sich solche auch zwischen den Pflanzen in 6 cm Abstand bemerkbar. An der Stelle Nr. 2 war der Unterschied der E sowohl zwischen 3 cm und 6 cm als auch zwischen 6 cm und 18 cm gegenüber der Stelle Nr. 1 erhöht. Offenbar wirkte sich hier der Wettbewerb innerhalb der Populationen mit Pflanzen in 3 und 6 cm Abstand in erhöhtem Masse aus. An der Stelle Nr. 3 wurde der unterschiedliche Abstand wiederum weniger wirksam. Im Versuch Nr. 4 traten die Wirkungen etwas früher ein, denn die Zusammenhänge an den Stellen Nr. 0 und 1 stimmten ungefähr mit denen an den Stellen Nr. 1 und 2 des Versuchs Nr. 3 überein. Diese Erscheinung kann damit erklärt werden, dass im Versuch Nr. 4 als unterste Stufe ein kleinerer Abstand gewählt wurde. An der Stelle Nr. 2 betrugen die Unterschiede zwischen 2 und 6 cm weniger als zwischen 6 und 18 cm. Diese Tendenz hatte sich an der Stelle Nr. 3 noch verstärkt, anscheinend waren sich die Populationen von 2 und 6 cm in diesem Zustand sehr ähnlich geworden. Aus der Abb. 10 entnimmt man, dass die Art der Konkurrenzwirkung durch das Schattieren nicht beeinflusst wird. Die Eigenart, dass die E bei maximalem Pflanzenabstand anfänglich gehemmt erscheint, kann in gleicher Weise gedeutet werden, wie der reduzierte Ertrag (s. 3.3.2.1). Berücksichtigt man jene Deutung, so ergibt sich für den Versuch Nr. 5 ein zum Versuch Nr. 4 analoges Bild mit dem Unterschied, dass hier

entsprechend der generell verlangsamten Entwicklung im Freiland die Konkurrenzwirkungen später auftraten.

Im Bereich zwischen dem Beginn der Wirkung des Pflanzenabstands und der Anpassung des Bestands durch Unterdrückung überschüssiger Pflanzen gibt es eine Periode während der die Reaktionen der Pflanze zu maximalem Ausdruck kommen. Die Uebereinstimmung zum eingangs geschilderten Modell müsste diese, beginnend mit kleinstem Abstand, bei jeder höhern Stufe später eintreten. Ein auffälliges Merkmal der Abb. 8 - 10 ist, dass dieser Moment unabhängig vom Pflanzenabstand in die Periode der Knollenbildung fällt. Es bestätigt sich hier die beim Schattieren gemachte Beobachtung, dass das Radieschen im Laufe seiner Entwicklung unterschiedlich stark beeinflussbar ist. Der Vergleich der Wirkung des Schattierens (s. Abb. 19) mit der des Pflanzenabstands (s. Abb. 10) zeigt im Bereich ab 2. Ernte eine auffällige Uebereinstimmung der Wirkungsweise der beiden Faktoren. Ihre unterschiedliche Beeinflussung junger Populationen kann durch den verspäteten Beginn der Wirkung des Pflanzenabstands erklärt werden (s. Tab. 14). Zusammenfassend lässt sich somit sagen, dass seine Wirkung erstens wesentlich auf veränderten Lichtgenuss zurückgeführt werden kann und zweitens das eingangs geschilderte Modell die Wirkung des Pflanzenabstands passend beschreibt, wenn berücksichtigt wird, dass die E des Radieschens während der Knollenbildung durch das Licht besonders stark beeinflussbar ist. Interessant sind in diesem Zusammenhang die minimalen AFI, zu denen eine Beeinflussung der E beobachtet wird. Aus den Varianzanalysen folgt, dass statistisch gesicherte Wirkungen bei 6 cm Pflanzenabstand für alle 3 Versuche übereinstimmend um 0,3 eintraten. Für 3 cm konnten wir ermitteln, dass der Wert unter 0,5 liegt.

Aus den Abb. 16 und 17 folgt, dass die Deutung der Wirkung des Pflanzenabstands als Konkurrenz auch für entwickelte Bestände der Buschbohne passend ist. Einflüsse scheinen, wenn kein Eingriff vorgenommen wurde, nur bei 12 cm Abstand eingetreten zu sein. Der minimale AFI betrug ungefähr 0,7. Dieser Index wurde bei 24 cm erst zu Beginn der reproduktiven Phase erreicht.

Tabelle 14 Vergleich der Wirkungen des Schattierens mit der des Pflanzenabstands

Faktor	Wirkung bei	
	Schattieren	Pflanzenabstand
Licht im Laufe der Zeit	konstant	abhängig vom AFI
Lichtverteilung in der Vertikalen	oberste Blattschicht gelangt unter reduzierte Lichtverhältnisse	Intensitätsgradient von 100 bis nahe 0 %
Faktoren ausser der Lichtsumme, die mit dem Schattieren verbunden sind (S. Abb. 45)	zeitlich konstant	treten erst im Laufe der Entwicklung in Erscheinung
Faktoren, die durch den Pflanzenabstand, nicht aber durch Schattieren verursacht werden		Gegenseitige Beeinflussung durch Stoffabgabe (durch die Wurzeln). Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser im Boden

4.2 ZUSAMMENHANG ZWISCHEN DER NETTOASSIMILATIONSRATE UND DEM ASSIMILATTRANSPORT

In diesem Abschnitt geben wir vorerst ein Bild der Assimilatverteilung um anschliessend abzuklären, wie weit die Umweltfaktoren die E über den Assimilattransport beeinflussen.

4.2.1 Verteilung der Assimilate im Laufe der Entwicklung

Für die Verwendung der Assimilate stehen der Pflanze im Prinzip zwei Wege offen: Erstens können sie der Ausbildung des Assimilationsapparats dienen und so ihrerseits wieder zur Stoffproduktion beitragen. Zweitens können sie gespeichert und so aus dem Produktionsvorgang ausgeschlossen werden. Ein Bild der Assimilatverteilung in unseren beiden Versuchspflanzen haben wir unter 3.3.1.1 (s. auch 3.4) entwickelt. Wir fanden, dass die Entwicklung des Radieschens in 3 Phasen, die durch unterschiedliche Vorgänge

in der Quelle gekennzeichnet sind, abläuft. Während der ersten, 2 bis 4 Wochen dauernden, werden die Assimilate fast ausschliesslich in der Quelle selbst verwendet. Trotzdem verläuft das Wachstum der Pflanze in dieser Phase ungleichmässig, denn die E steigt von einem negativen Wert zu einem Maximum, das vor dem Uebergang zur 2. Phase erreicht wird. Diese ist durch ein konstantes spezifisches Wachstum der Quelle gekennzeichnet und umfasst die Periode der Knollenbildung und das Schossen. Bemerkenswert ist, dass der Assimilatstrom in die Knolle ein Ausmass annehmen kann, das zu einer E führt, die vorübergehend grösser ist als das Maximum während der ausschliesslichen Verwendung der Assimilate in der Quelle. Das Merkmal der dritten Phase ist die Abnahme des spezifischen Wachstums der Quelle und der E . Sie fällt mit der Fruchtreifung und Seneszens zusammen.

Die Verteilung der Assimilate in der Buschbohne lässt sich weniger klar charakterisieren. Ihr Entwicklungsbeginn ist ebenfalls durch ausschliessliche Verwendung der Assimilate in der Quelle, die jedoch nur eine Woche dauert, ausgezeichnet. In der Folge macht zwar der Assimilatstrom aus der Quelle die Veränderungen der E mit; da diese aber mit denen des Assimilatstroms zeitlich nicht exakt zusammenfallen, resultiert eine starke Variation des spezifischen Wachstums der Quelle. Die dritte Phase fällt mit der Samenreifung zusammen.

4.2.2 Beeinflussung der Nettoassimilationsrate über den Assimilattransport

Da die Transporte zu Beginn und Ende der Untersuchungsperiode unsicher bestimmt sind (s. 3.1) und für unsere Untersuchungen nur die Perioden nennenswerten Assimilattransports von Interesse sind, beschränken wir uns auf die Analyse der Zusammenhänge während der zweiten Phase.

4.2.2.1 Beeinflussung der Nettoassimilationsrate des Radieschens

Aus der Art der Abhängigkeit des Zusammenhangs zwischen E und der Lichtsumme vom Entwicklungszustand der Pflanze, sind wir zum Schlusse gelangt (s. 4.1.1.2), dass die E über einen Starklichtfaktor beeinflusst wird. Aus den Darstellungen in Funktion der Zeit

kommt augenfällig zum Ausdruck, dass das Ausmass der E massgeblich von einem innern Faktor bestimmt wird, denn die Tatsache, dass die E in allen Versuchen und bei allen Pflanzenabständen ein zweites Maximum während der Knollenbildung erreicht, ist nicht mit der Wirkung eines äussern Faktors, von dem man eine vom Entwicklungszustand der Pflanze unabhängige oder im Falle der Konkurrenz mit der Grösse der Pflanze zunehmend depressive Wirkung erwartet. Zum gleichen Schluss gelangt man auf Grund der Wirkung des Pflanzenabstands, die nicht allein durch Konkurrenz erklärt werden kann, sondern erst verständlich wird, wenn man berücksichtigt, dass die E des Radieschens im Laufe seiner Entwicklung verschieden stark beeinflussbar ist. Aus den Abhängigkeiten der E von der Lichtsumme und vom Pflanzenabstand geht übereinstimmend hervor, dass der Moment grösster Reaktionsfähigkeit der Pflanze in die Periode der Knollenbildung fällt. Da diese durch grossen Assimilattransport ausgezeichnet ist, liegt die Vermutung nahe, dass die Beeinflussung über diesen erfolgt. Tatsächlich haben wir festgestellt, dass die E in nahezu gleichem (absoluten) Masse wie der spezifische Assimilatstrom beeinflusst wird (s. Tabelle 11, Abb. 8-11). Das spezifische Wachstum der Quelle dagegen wird nicht oder nur wenig beeinflusst. Aus diesen Ueberlegungen folgt ein Zusammenhang zwischen E und dem spezifischen Assimilatstrom wie er in Abb. 46 zum Ausdruck kommt. Dieser befriedigt die Gleichung

$$E = E_o + TR + q \cdot TR,$$

wobei

E_o = spezifisches Wachstum der Quelle, wenn der TR 0 beträgt.

TR = spezifischer Assimilatstrom aus den Blättern

q = (spezifisches Wachstum der Quelle - E_o)/TR

bedeuten. Der Wert für q beträgt 0,26. Der Assimilattransport wird durch den Pflanzenabstand und das Schattieren während der 2. Phase also viermal stärker beeinflusst als das Wachstum der Quelle. Assimilattransport tritt erst ein, nachdem die E wenigstens den Wert von $1,5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ erreicht hat.

4.2.2.2 Beeinflussung der Nettoassimilationsrate der Buschbohne

Wie aus den im Vergleich zum Radieschen geringen Werten des Assimilatstroms aus den Blättern und der grossen Variabilität des spezifischen Wachstums der Quelle zu erwarten ist, ergibt sich für die Buschbohne eine wenig ausgeprägte Korrelation zwischen der E und dem spezifischen Assimilatstrom aus den Blättern (s. Abb. 47). Die für das Radieschen geltende Regression beschreibt den Zusammenhang für die Buschbohne so, dass es nicht angebracht erscheint, die für die beiden Pflanzen gültigen als voneinander verschieden zu betrachten. Der entscheidende Unterschied gegenüber dem Radieschen besteht im Fehlen grosser Werte für den Assimilattransport. Diese Tatsache kann als Ursache für die geringere E der Buschbohne angesehen werden. Da die Wirkung der Umweltfaktoren auf E hauptsächlich über den Assimilattransport erfolgt, erscheint es verständlich, dass der minimale AFI, bei dem Beeinflussung der E durch den Pflanzenabstand erfolgt, bei der Buschbohne doppelt so gross wie beim Radieschen ist (s. 4.1.2).

Die geringe Reaktion der Bohnenpflanze auf die Beseitigung des natürlichen Sinks während der Fruchtbildung zeigt, dass die Entwicklung der Quelle in Uebereinstimmung zum Radieschen autonom erfolgt.

4.2.2.3 Modell unter Berücksichtigung der Ergebnisse anderer Autoren

Wir berücksichtigen drei Veröffentlichungen, die ein generelles Bild vom heutigen Wissen über den Zusammenhang zwischen E und Assimilattransport vermitteln sollen. Bekannt sind die Versuche von Thorne und Evans (1964). Diese beiden Autoren haben festgestellt, dass die Sprosse von Mangold, transplantiert auf die Wurzeln der Zuckerrübe, eine grössere E aufweisen als bei Pfropfungen auf Mangoldwurzeln. Für die grössere E der Zuckerrübe ist also primär nicht die Leistungsfähigkeit der Quelle, sondern das Wachstum des Sinks verantwortlich. Damit ist selbstverständlich nichts ausgesagt über den Mechanismus der Regulation der Vorgänge im Blatt, die bei geringem Assimilatbedarf möglicherweise durch Akkumulation der Assimilate beeinflusst werden können. Humphries (1963) hat das Wachstum bewurzelter Bohnenblätter durch Belüftung der Nährlösung und mit Hilfe von Auxinen gesteigert. Er gelangte zum selben Ergebnis wie wir am Radieschen durch Schattieren und verschiedene Pflanzenabstände. Versuche, analog unsern an Buschbohne, haben Nösberger und Humphries (1965) an der Kartoffel durchgeführt. Die von

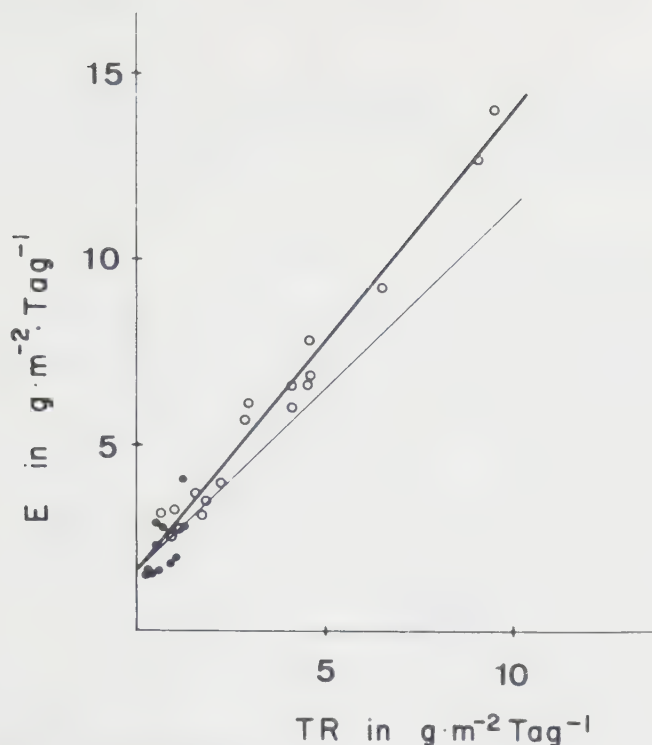


Abb. 46 Regression zwischen der E und dem spezifischen Assimilatstrom (TR) aus den Blättern des Radieschens im Bereich der 1. bis 3. Ernte.
 Kreisringe: Werte unschattierter Pflanzen
 Kreisflächen: Werte schattierter Pflanzen
 Die Werte stimmen mit den in den Abb. 8-11 an den Stellen Nr. 1-3 aufgeführten überein.
 Dicke Linie: Regressionsgerade (von Hand gelegt)
 Dünne Linie: 45° -Gerade, die den Zusammenhang $E = E_0 + TR$ wiedergibt.

ihnen durch Entfernen der jungen Knollen erzielten Ergebnisse stimmen im wesentlichen mit unsern überein.

Unter Berücksichtigung unserer Ergebnisse gelangt man zu folgendem Bild des Zusammenhangs zwischen der E und dem Assimilattransport:

1. Intakte Pflanzen lassen sich bezüglich Assimilatverteilung mit dem künstlichen System von Humphries vergleichen. Wie bei diesem entwickelt sich die Quelle weitgehend autonom und vorrangig des Sinks, dessen Wachstum durch äussere Faktoren beeinflusst werden kann.
2. Erhöhte Sinkkapazität kann in der intakten Pflanze durch gute Belichtung induziert werden.

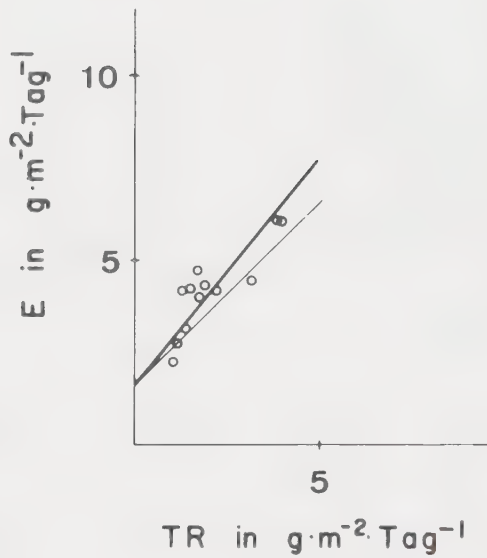


Abb. 47 Regression zwischen der E und dem spezifischen Assimilatstrom (TR) aus den Blättern der Buschbohne im Bereich der 1. bis 3. Ernte.
 Kreisringe = Werte, die an den Stellen Nr. 1-3 bei den 3 Pflanzenabständen 12, 24 und 48 cm erzielt wurden
 Gerade = Regressionsgerade, die für das Radieschen bestimmt wurde (s. Abb.46)

3. Die Regulation des Assimilattransports erfolgt wahrscheinlich über ein oder mehrere an der Photomorphogenese beteiligte Reaktionssysteme.
4. Die grösste Reaktionsfähigkeit des Sinks des Radieschens auf Umweltfaktoren fällt in die Wachstumsperiode des Speicherorgans.
5. Die E unschattierter Pflanzen wird fast immer durch Starklichtfaktoren begrenzt.

Aus der Sicht dieses Modells erscheinen die Beobachtungen von Thorne und Evans als Folge der Begrenzung der E durch Starklichtfaktoren und die geringe E bei Unterdrückung des Wachstums des Sinks ergibt sich aus dem schwachen Reaktionsvermögen der Quelle.

4.2.3 Möglichkeiten der Produktionssteigerung

Die Beobachtung, dass die (meisten) Pflanzen die Leistungsfähigkeit ihrer Blätter nur zu einem Bruchteil auszunützen vermögen, eröffnet Möglichkeiten der Produktionssteigerung über die Starklichtfaktoren.

Am einfachsten kann das Potential der Assimilationsfläche durch Nutzung der Pflanzen nur bis zum Abschluss des Wachstums des Speicherorgans ausgeschöpft werden. Als nächstes wird man bedacht sein, diese Entwicklungsperiode künstlich zu verlängern. Das ist durch Zuchtwahl oder künstliche Beeinflussung des Entwicklungsrhythmus möglich. Während der Durchführung des Versuchs Nr. 4 haben wir festgestellt, dass einzelne Pflanzen, bevorzugt randständige, eine deutlich verlängerte Speicherperiode aufwiesen. Diese äusserte sich in entsprechend grossen Knollen, die nicht, wie bei den andern Pflanzen nur das Hypokotyl, sondern zudem Teile der Hauptwurzel umfasste. Es dürfte somit verhältnismässig leicht sein Faktoren zu finden, die eine Beeinflussung der "physiologischen Uhr" ermöglichen. Diese kann sich aber nur soweit auswirken als dies die genetisch bedingte Begrenzung der Grösse des Speicherorgans zulässt. Da selbst während des grössten Teils der Periode der Knollenbildung des Radieschens und nur bei übermässig grossem Pflanzenabstand das Potential der Quelle voll ausgenützt wurde, sind auch innerhalb dieses Lebensabschnitts Produktionssteigerungen über den Assimilattransport möglich. Diese sind wahrscheinlich möglich durch künstliche Bestrahlung mit Licht geeigneter Wellenlänge, denn die Knollenbildung ist als Photomorphose aufzufassen. Im weiteren erscheint es nicht unmöglich das Wachstum des Sinks durch Phytohormone künstlich zu steigern.

Die Beobachtung, dass das Potential der Blätter von der Pflanze nur zu einem Bruchteil ausgenützt wird, mag im ersten Moment überraschen. Bedenkt man aber, dass gespeicherte Stoffe vorerst mobilisiert und eventuell transloziert werden müssen, erscheint es nicht unverständlich, dass die Pflanze ihre (überschüssigen) Assimilate in einem reichlich dimensionierten Assimilationsapparat anlegt, der während der immer wiederkehrenden Sonnenbestrahlung eine rasche Bereitstellung der nötigen Energie erlaubt und zudem konkurrierend auf Nachbarn wirkt. Mit gespeicherten Stoffen setzt sie sich dagegen in erhöhtem Masse (Infektions-) Gefahren aus. Die genannten Produktionssteigerungen können deshalb nicht ohne entsprechenden Pflanzenschutz verwirklicht werden.

4.3 ZUSAMMENFASSUNG

Wir haben ein Bild der Assimilatverteilung im Radieschen und der Buschbohne im Laufe ihrer Entwicklung dargelegt. Die Beeinflussbarkeit ihrer E durch Umweltfaktoren fällt mit den Perioden grossen Assimilattransports zusammen und erfolgt zu 80 % über ihn. Das Wachstum der Quelle verläuft weitgehend autonom.

Die mit unserer Methode erzielten Zusammenhänge zwischen der E und der Lichtsumme lassen sich nur bedingt mit den Ergebnissen anderer Autoren vergleichen. Bei sehr grossem Pflanzenabstand erreichte der Assimilattransport ins Speicherorgan des Radieschens vorübergehend einen so grossen Wert, dass ein von der Lichtsumme unabhängiger Quotient E über Lichtsumme resultierte. Aus der Korrelation zwischen E und Assimilattransport folgt, dass die unter andern Bedingungen eintretende Abnahme des Quotienten mit zunehmender Lichtintensität auf Begrenzung durch den Assimilattransport zurückzuführen ist.

Die Wirkung des Pflanzenabstands konnten wir als Konkurrenz erklären, wenn wir die im Laufe der Entwicklung unterschiedliche Beeinflussbarkeit der Pflanze berücksichtigten.

Die kleinere E der Buschbohne kann als Folge ihres geringen Assimilatstroms aus den Blättern angesehen werden.

Der Assimilattransport bildet wahrscheinlich generell eine Ursache für die Variation der E verschiedener Arten. Neben den übrigen in Abb. 45 dargestellten Argumenten und der von Hesketh und Baker (1967) angeführten Bewegung der Blätter kann der Assimilattransport als Ursache für die unterschiedliche Abhängigkeit der E ganzer Bestände und einzelner Blätter von der Lichtintensität angesehen werden. Im weiteren ist es nicht ausgeschlossen, dass die unterschiedliche Photosynthese einzelner Blätter verschiedener Arten teilweise Folge des Assimilattransports ist. Selbst wenn diese von der Pflanze getrennt werden, ist es nicht unmöglich, dass ein während der Gaswechselformung vorhandener Sink innerhalb des Blattes die Photosynthese beeinflusst.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Wanner am Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich. Ich danke Herrn Prof. Dr. H. Wanner für die Ueberlassung des höchst anregenden Themas und die Aufmerksamkeit, mit der er den Fortgang der Arbeit verfolgte.

Den Programmierberatern und Oparateuren des Instituts für Operations Research und elektronische Datenverarbeitung der Universität Zürich danke ich für die Unterstützung bei der Ausarbeitung der Programme und die Bedienung des Computers IBM-360.

Herrn Dr. F. Hampel danke ich für die Beratung in statistischen Angelegenheiten.

Unsern Gärtnern Herr E. Kölla, Frä. L. Peter und Herr J. Gisler danke ich für die Hilfe beim Anbau und der Pflege der Kulturen und die Mitarbeit während den Ernten.

Für die Abschrift des Manuskripts sei meiner Frau auch an dieser Stelle herzlichst gedankt.

Der Firma Hoffmann-La Roche & Co. AG bin ich für die Durchführung der Druckarbeiten zu Dank verpflichtet.

LITERATUR

- Army T.J. und F.A. Greer. 1967. Photosynthesis and crop production systems. In "Harvesting the Sun". Academic Press New York, London.
- Baker D. und R. Meyer. 1966. The influence of stand geometry on light interception and net photosynthesis in cotton. *Crop. Sci.* 6, 15-19.
- Baker D. und R. Musgrave. 1964. Photosynthesis under field conditions. V. Further plant chamber studies of the effects of light on corn. *Crop Sci.* 4, 127-131.
- Becker-Dillingen J. 1956. Handbuch des gesamten Gemüsebaues. Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- Bird, R.B., W.E. Steward, E.N. Lightfoot. 1960. Diffusivity and the mechanism of mass transport. In "Transport Phenomena". John Wiley & Sons, Inc., New York, London.
- Blackman G.E. und G.L. Wilson. 1951. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VI. The constancy for different species of a logarithmic relationship between net assimilation rate and light intensity and its ecological significance. *Ann. Bot. N.S.* 15, 63-94.
- Brändle R. 1968. Die Verteilung der Sauerstoffkonzentrationen in fleischigen Speicherorganen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 78, 330-63.
- Canny M.J. 1960. The rate of translocation. *Biol. rev.* 35, 507-32.
- Gregory F.G. 1917. Physiological conditions in cucumber houses. Cheshunt (England) Exp. and Res. Sta. 3rd Annual Report. 19-28.
- Hesketh J. und Baker D. 1967. Light and Carbon assimilation by plant communities. *Crop Sci.* 7, 285 - 93.
- Hozumi K., H. Koyama und T. Kira. 1955. Intraspecific competition among higher plants. IV. A preliminary account on the interaction between adjacent individuals. *J. Inst. Polytech. Osaka Cy. U. Series D*, 6, 121-30.
- Hughes A.P. und P.R. Freeman. 1967. Growth analysis using frequent small harvests. *J. of applied Ecology* 4, 553-60.
- Humphries E.C. 1963. Dependence of net assimilation rate on root growth of isolated leaves. *Ann. Bot. N.S.* 27, 175-183.
- Kennedy J.S. und T.E. Mittler. 1953. A method of obtaining phloem sap via the mouth-parts of aphids. *Nature* 171, 528.

- Koyama H. und T. Kira. 1956. Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. J. Inst. Polytech. Osaka Cy. U. Series D. Biol. 7, 73-94.
- Linder A. 1959. Planen und Auswerten von Versuchen. Birkhäuser Basel, Stuttgart.
- Murata Y. 1961. Studies on the photosynthesis of the rice plant and its culture significance. Bull. Nat. Inst. Agr. Sci., Series 2. Nishigahara, Tokyo.
- Nösberger J. und Humphries E.C. 1965. The influence of removing tubers on drymatter production and net assimilation rate of potato plants. Ann. Bot. N.S. 27, 579-88.
- Obeid M., D. Machin und J.L. Harper. 1967. Influence of density on plant to plant variation in fiber flax, *Linum usitatissimum* L. Crop. Sci. 7, 471-73.
- Ormrod D.P. 1964. Net carbon dioxide exchange rates in *Phaseolus vulgaris* L. as influenced by temperature, light intensity, leaf area index, and age of plant. Can. J. Bot. 42, 393-400.
- Radford P.J. 1967. Growth analysis formulae. Crop Sci. 7, 171-75.
- Robertson T.B. 1923. The chemical basis of growth and senescence. J.B. Lippincott Comp., Philadelphia.
- Said H. 1948. The effect of temperature on respiration and nitrogen metabolism of radish root slices. Bulletin of the Faculty of Science, Fouad I University, 27, 1-22.
- Stern W.R. 1965. The effect of density on the performance of individual plants in subterranean clover swards. Aust. J. Agr. Res. 16, 541-55.
- Stiefel E. 1965. Einführung in die numerische Mathematik. B.G. Teubner, Stuttgart.
- Thorne G.N. und A.F. Evans. 1964. Influence of tops and roots on net assimilation rate of sugar-beet and spinach beet and grafts between them. Ann. Bot. N.S. 28, 499-508.
- Treharne, K.J. und C.F. Eagles. 1968. Proc. Intern. Cong. Photosynthesis Research (in the press). Gemäss Hinweis von Wareing et al. 1968.
- Vernon A.J. und J.C.S. Allison. 1963. A method of calculating net assimilation rate. Nature 200, 814.
- Wanner H. 1944. Unterschiede in der Atmungsintensität verschiedener Wurzelzonen. Vierteljahresschrift der Naturf. Ges. Zürich 89, 285-87.

- Wanner H. und Bachofen. 1961. Transport und Verteilung markierten Assimilaten I. *Planta* 57, 531-42.
- Wareing P.F., M.M. Khalifa und K.J. Treharne. 1968. Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. *Nature* 220, 453-57.

Verzeichnis der häufig verwendeten Abkürzungen

AFI	=	halbe grüne Oberfläche pro Bodenfläche
BFI	=	halbe Oberfläche der Blätter pro Bodenfläche
E	=	$\text{NAR} = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{L}$
L	=	halbe grüne Oberfläche
NAR	=	E
W	=	Trockenmasse

CURRICULUM VITAE

Name: Zimmermann

Vorname: Remy

23.Dez.1933 Geboren in Zürich, als Sohn des Oskar Zimmermann, von Weggis LU und der Hulda geb. Illi.

1941 - 1950 Primar- und Sekundarschule in Dietikon ZH

1950 - 1954 Lehre als Heizungszeichner in Zürich

1954 - 1958 Erwerbstätigkeit als Heizungszeichner in Zürich

1955 - 1958 Abendgymnasium des Instituts Juventus Zürich

Sept. 1958 Eidgen. Maturität Typus C

Herbst 1958 bis

Herbst 1959 2 Semester Studium an der Abt. IX (Mathematik und Physik) der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich

Seit Herbst 1959 Studium an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich mit der folgenden Fächerkombination:

Propädeutisches Fach: Mathematik

2. Nebenfach: Physik

zusätzliches Fach: Chemie

1. Nebenfach: Zoologie

Hauptfach: allgemeine Botanik. Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Wanner

1960 - 1968 Lehrtätigkeit an Sekundar- und Mittelschulen

Verzeichnis der Dozenten

Prof. Dr. R. Bachofen, Dr. K. Bauknecht, Prof. Dr. H. Biäsch, Prof. Dr. H. Burla, Prof. Dr. P.S. Chen, Prof. Dr. E. Hadorn, Prof. Dr. H. Hediger, Prof. Dr. C. Helbling, Prof. Dr. H.H. Keller, Prof. Dr. U. Leupold, Dr. W. Ludwig, Prof. Dr. F. Markgraf, Prof. Dr. R. Oberholzer, Prof. Dr. A. Rutishauser, Prof. Dr. J. Schlittler, Prof. Dr. H. Schmid, Prof. Dr. E. Schumacher, Prof. Dr. H. Staub, B. Stüssi, Prof. Dr. G. Töndury, Prof. Dr. H. Wanner, Prof. Dr. L. Weber.

